



IMPERIAL INSTITUTE
OF
AGRICULTURAL RESEARCH, PUSA.

GENETICA

INHOUD

VERHANDELINGEN

	Blz.
ALLAN, H. H., The F_2 progeny resulting from the crossing of <i>Coprosma propinqua</i> ♀ with <i>C. robusta</i> ♂ (with 6 figures) .	335
ALLAN, H. H., Illustrations of wild hybrids in the New Zealand flora VI (with 10 figures)	491
APPL, J., Weitere Mitteilungen über die Aufspaltung eines Bastards zwischen <i>Origanum majorana</i> L. ♀ und <i>Origanum vulgare</i> L. ♂ in der F_2 und F_3 -Generation (mit 12 Abbildungen)	519
BLEIER, H., Karyologische Untersuchungen an Linsen-Wicken-Bastarden (mit 10 Figuren)	111
BUCHINGER, A., Osmotische Analyse eines Linsen-Wicken-Bastards und dessen Eltern	387
DANSER, B. H., Über die Begriffe Komparium, Kommiskuum und Konvivium und über die Entstehungsweise der Konviven	399
DARLINGTON, C. D., A comparative study of the chromosome complement in <i>Ribes</i> (with 10 figures)	267
FERWERDA, F. P., Genetische Studien am Mehlkäfer <i>Tenebrio molitor</i> L. (mit 24 Figuren und 1 farbigen Tafel)	1
FRETZ, G. P., Erfelykheidsonderzoek van vijf gevallen van de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN (met 5 figures)	347
FRETZ, G. P., Ichthyosis generalis, een geval van geslachtsgebonden erfelykheid (met 1 figuur)	451
GARBOE, A., Studien über eine kleine, endemische Bevölkerung in Danemark (mit 5 Figuren)	465
MOL, W. E. DE, The originating of diploid and tetraploid pollen-grains in Duc van Thol-Tulips (<i>Tulipa suaveolens</i>) dependent on the method of culture applied (with 36 figures) . . .	119
NILSSON-EHLE, H., Rassenkreuzungen aus allgemein biologischem Gesichtspunkt (mit 3 Figuren)	213

	Blz.
OPPENHEIM, J. D., and O. H. FRANKEL, Investigations into the fertilization of the „Jaffa-orange” I (with 3 figures)	369
SIRKS, M. J., Mendelian factors in <i>Datura</i> III	257
SIRKS, M. J., The interrelations of some anthocyanine-factors in the Potato	293
SIRKS, M. J., Über einen Fall vererbbarer Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls beim Roggen (<i>Secale cereale</i>) (mit 5 Figuren)	375
WELLENSIEK, S. J., <i>Pisum</i> -Crosses III	225
WELLENSIEK, S. J., Linkage-studies in <i>Pisum</i> II.	273
WELLENSIEK, S. J., The occurrence of more than 50 % crossing-over in <i>Pisum</i>	509
WELLENSIEK, S. J., and J. S. KEYSER, <i>Pisum</i> -Crosses. V: Inherited abortion and its linkage-relations (with 3 figures) . .	329
WOLDA, G., Interperiodizität (mit 7 Figuren)	453

BOEKBESPREKING

BATFSON, WILLIAM, *Scientific Papers*, door H. N. KOOLMAN (367)

GENETISCHE STUDIEN AM MEHLKÄFER TENEBRIO MOLITOR L.

(Mit 21 Figuren und einer farbigen Tafel)

von

F. P. FERWERDA

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
EINLEITUNG	2
ERSTES KAPITEL. TECHNIK	6
ZWEITES KAPITEL. BESCHREIBUNG DER TENEBRIO MOLITOR L.	11
§ 1. <i>Die Larve</i>	11
§ 2. <i>Die Puppe</i>	15
§ 3. <i>Der Käfer</i>	18
DRITTES KAPITEL. PIGMENTIFERUNGSTYPEN	21
§ 1. <i>Einleitung</i>	21
§ 2. <i>Beschreibung der drei Pigmentierungstypen</i>	23
§ 3. <i>Kreuzungsergebnisse</i>	31
§ 4. <i>Dominanzwechsel</i>	49
VIERTES KAPITEL. DER TYPUS MIT V-FÖRMIGER KOPFGRUBE	61
§ 1. <i>Einleitung</i>	61
§ 2. <i>Beschreibung des Typus mit V-förmiger Kopfgrube</i>	61
§ 3. <i>Kreuzungsergebnisse</i>	69
FÜNFTES KAPITEL. IMAGINALE EIGENSCHAFTEN	76
a. Tarsus- und Antennenmerkmale	76
b. Die Augenfarbe	78
§ 1. <i>Einleitung</i>	78
§ 2. <i>Beschreibung des Auges</i>	78
§ 3. <i>Kreuzungsergebnisse</i>	84
§ 4. <i>Das gefleckte Auge</i>	99
ZUSAMMENFASSUNG	101
LITERATURVERZEICHNIS	104

EINLEITUNG

In den Jahren 1920-1924 veröffentlichte der Utrechter Genetiker S. A. ARENDSSEN HEIN eine Reihe von Abhandlungen, in denen außer wichtigen systematischen und allgemeinbiologischen Angaben über den Mehlskafer *Tenebrio molitor* L. insbesondere das erbliche Verhalten verschiedener Eigenschaften eingehend besprochen wurde. Leider hat ARENDSSEN HEIN seine großzügig angelegte Untersuchungen nicht zu Ende führen können. Nach seinem Hinscheiden im Herbst 1925 wurde sein umfassendes Untersuchungsmaterial noch während einiger Monate von seiner Privatassistentin, Fräul. J. VAN ELST, weitergezuchtet bis es zu Anfang 1926 nach dem Genetischen Institut der Reichs-Universität in Groningen gebracht und nur von Prof. TAMMES zur Weiterbearbeitung übergeben wurde.

Nachfolgende Arbeit ist also eine Fortsetzung der Untersuchungen ARENDSSEN HEINS. Dasjenige, was ich bei der Weiterbearbeitung hinzufügen konnte, bildet einen weiteren Beitrag zur Genetik der Coleopteren, worüber bekanntlich nur wenige Angaben vorliegen.

Auffallend ist daß ein so bekanntes und so leicht zu zuchtendes Tier wie *Tenebrio molitor* nicht eher für genetische Untersuchungen verwendet worden ist. Außer von ARENDSSEN HEIN, sind genetische Studien an Käfern, soweit mir bekannt, nur von drei Untersuchern, n. z. von TOWER (77), BREITENBECHER (18, 19, 20) und ZULUETA (80) vorgenommen worden. Das Artikel ZULUETAS befand sich leider in einer mir nicht zugänglichen Zeitschrift und konnte daher nicht berücksichtigt werden¹⁾. Für anatomische und physiologische Studien hat dieses Tier verschiedenen Untersuchern zum Studiumobjekt gedient. Ich nenne in diesem Zusammenhang nur die Untersuchungen von FRENZEL (29) und RENGEL (63) und die verdauungsphysiologischen Studien von BIEDERMANN (11).

Bevor ich die Ergebnisse meiner eignen Untersuchungen bespreche,

¹⁾ Anm. b/d Korrektur. Die Arbeit KUNTZE im Z. f. ind. A. u. V., Bd. XLVII, Heft 2, 1928, wurde mir erst nach der Fertigstellung dieser Abhandlung bekannt

will ich zunächst erwähnen, in welchem Stadium sich diejenigen ARENSEN HEINS befanden, als sein Versuchsmaterial mir übergeben wurde.

In den ersten Jahren seiner Untersuchungen hat ARENSEN HEIN sich hauptsächlich mit der Ermittlung der günstigsten Lebensbedingungen seines Objektes befaßt. Es ist ihm gelungen, die technischen Schwierigkeiten zu überwinden, sodaß es für mich nicht notwendig war, diese Untersuchungen neu aufzunehmen.

Die Arbeiten PEARLS (55) veranlaßten ARENSEN HEIN, für *Tenebrio* die Lebensdauer unter verschiedenen äußeren Umständen zu untersuchen (Einfluß von Temperatur, Licht und Dunkelheit, Feuchtigkeit und Trockenheit, Form und Abmessungen des Gefäßes, in dem die Tiere aufgezogen wurden u. a.)

Die mit Rücksicht darauf angestellten Versuche sind abgeschlossen, die gesammelten Daten warten aber noch auf nähere Ausarbeitung. Ich hoffe später Gelegenheit zu finden, dieses Material druckfertig zu machen.

In systematischer Hinsicht haben ARENSEN HEINS Untersuchungen zu einer besseren, scharfer umrissenen Einteilung der Gattung *Tenebrio* geführt. Verschiedene, in der Literatur eingeburgerte Ungenauigkeiten (die Zahl der Hautungen der Larve, Stellung der Stacheln auf dem letzten Abdominalsegment u. a.) wurden berichtigt, cf. (2), S. 199, (4) S. 137. Weiter wurde eine genaue vergleichende portratierende Beschreibung der verschiedenen Arten gegeben (1), S. 131, sodaß es jetzt möglich ist, diese schon als Larven voneinander zu unterscheiden.

Auch dieser Teil der Untersuchungen war von ARENSEN HEIN schon abgeschlossen und wurde von mir nicht neu aufgenommen.

Bei der Arbeit mit *Tenebrio molitor* hat ARENSEN HEIN es sich zur Hauptaufgabe gemacht, eine genetische Analyse zu machen. Beim Suchen nach in erblicher Zusammensetzung vom Normaltypus abweichenden Formen stieß er anfangs auf solche, welche sich bloß als Modifikationen erwiesen (Segment- und Stachelanomalien bei der Larve — das Vorkommen von Protethelie bei der Larve u. a., (2) S. 229-234).

Nach verhältnismäßig kurzer Zeit gelang es ihm aber, erblich verschiedene Formen zu finden. An erster Stelle sind von diesen zu nennen die drei Farbentypen, welche man im allgemeinen bei den

Larven unterscheiden kann. Die genetische Analyse derselben, soweit sie ausgearbeitet ist, findet man in (3) und besonders in (4) niedergelegt (cf. S. 124-125).

ARENSEN HEIN hat später diese Analyse fortgesetzt, aber nicht beendet. Unter seinen nachgelassenen Aufzeichnungen befindet sich ein nicht veröffentlichtes Manuskript, das im Juli 1922 abgeschlossen worden ist und nähere Angaben über diese Analyse enthält.

Besonders die Veröffentlichungen GOLDSCHMIDTS (33,35) haben mich veranlaßt bei der Fortsetzung der Arbeit ARENSEN HEINS namentlich diesen Teil der Untersuchungen nochmals aufzunehmen, da er m. E. einige interessante Anhaltspunkte bot.

Mit *Eigenschaften der Puppen* hat ARENSEN HEIN sich verhältnismäßig wenig beschäftigt. Das einzige Merkmal, das er eingehend untersucht hat, ist die Länge, die bei der verhältnismäßig starren, wenig beweglichen Mumienpuppe sich ziemlich leicht ermitteln ließ. Mit unendlicher Geduld hat ARENSEN HEIN Tausende von Puppen gemessen um zu untersuchen, ob es möglich sei, verschiedene Rassen in Bezug auf die Puppenlänge zu unterscheiden. Ein jeder, der selbst auf genetischem Gebiet gearbeitet hat, kann sich denken, wie ungeheuer zeitraubend solche statistischen Bestimmungen sind. Die Ergebnisse dieser kurz vor seinem Tode abgeschlossenen Untersuchungen sind glücklicherweise festgelegt, aber noch nicht ausgearbeitet worden. Womöglich werde ich diese Daten später ausarbeiten und veröffentlichen. Von den von ARENSEN HEIN schon analysierten *Eigenschaften der Imago* sind zu nennen:

- 1) Anomalien an Tarsus und Antenne (3),
- 2) quantitative Eigenschaften von Prothorax und Elythren (5),
- 3) Farbe der zusammengesetzten Augen (2), S. 253.

Die unter 1) und 2) genannten Eigenschaften sind m. E. genügend analysiert und brauchen daher nicht weiter berücksichtigt zu werden.

Ganz anders ist es mit den unter 3) genannten *Augenfarben*. Namentlich diesem Teile der Untersuchungen hat sich ARENSEN HEIN zuletzt hauptsächlich gewidmet; leider hat er ihn nicht vollenden können. Die Angaben, welche sich gründeten auf eine große Anzahl Kreuzungen hinsichtlich der Augenfarbe, fanden sich unter den nachgelassenen Aufzeichnungen in übersichtlicher Weise zusammengefaßt und bildeten eine äußerst wichtige Basis für weitere Untersuchungen. Wo es ohnehin schon schwer ist, sich in kurzer Zeit in ein Problem

von einem andern gestellt und schon teilweise ausgearbeitet hineinzufinden, ist der Wert sehr übersichtlicher Notizen wie ARENDSSEN HEIN sie vorzüglich zu machen verstand, nicht hoch genug zu schätzen.

Bei der ganzen weiteren Untersuchung der Augenfarbe waren diese Angaben äußerst wichtige Fingerzeige, die mich vieler Arbeit enthoben und mich öfters davor behüteten bei den Untersuchungen eine falsche Richtung einzuschlagen.

Die Beschreibung des Standes der *Tenebrio*-Untersuchungen zu der Zeit, wo ich sie fortsetzte, würde unvollständig sein, ohne die Erwähnung zweier Punkte, die zwar nicht von ARENDSSEN HEIN selbst untersucht worden sind, aber doch mit seinen Untersuchungen auf das engste zusammenhängen. Schon im Jahre 1920 warf ARENDSSEN HEIN die Frage auf, ob parthenogenetische Entwicklung der *Tenebrio*-Eier möglich sei. Sowohl Züchtungsversuche, ARENDSSEN HEIN, (1), als zytologische Untersuchungen, FREDERIKSE (27), beantworteten diese Frage verneinend.

Ein zweiter Punkt, der berücksichtigt werden muß, ist die Frage, ob wir aus den von ARENDSSEN HEIN (4) bei seinen Versuchen zur Artkreuzung zwischen *Tenebrio molitor*, *Tenebrio syriacus* und *Tenebrio obscurus* erzielten negativen Resultaten schließen dürfen, daß Artbastarde in dieser Gattung nicht vorkommen.

FREDERIKSE (28) hat die zytologische Seite dieser Frage betrachtet und kommt zu den folgenden Schlüssen:

1) Bei diesen Artkreuzungen kommt nach der Kopulation wohl Verschmelzung der Gameten vor.

2) Das auf diese Weise befruchtete Ei entwickelt sich wohl, aber der Embryo geht in einem früheren oder späteren Stadium unter abnormen Kernteilungserscheinungen zugrunde.

FREDERIKSE hält die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, daß ein solches Ei sich in seltenen Fällen zur Larve oder gar zur Imago entwickeln könnte.

Hiermit hoffe ich den Stand der *Tenebrio*-Untersuchungen zu der Zeit, wo ich sie aufnahm, zur Genüge erörtert zu haben.

Bei der Fortsetzung dieser Untersuchungen ist also, außer einigen anderen Einzelheiten, insbesondere berücksichtigt:

1) das erbliche Verhalten der Körperfarbe bei Larve, Puppe und Imago.

2) das erbliche Verhalten der Augenfarbe bei der Imago.

ERSTES KAPITEL

TECHNIK

Die Züchtungsweise der Versuchstiere war in der Hauptsache die, welche ARENDSSEN HEIN im Jahre 1920 angab (1).

Kurz gesagt, verfuhr man dabei folgenderweise:

Die Larven wurden in gläsernen Kristallisationsschalen mit senkrechten Wänden (Durchmesser 10 cm, Höhe 5 cm) gezüchtet. Es zeigte sich, daß ein Gemisch aus gemahlenem Zwieback, Kleie und Mehl die Nahrungsbedürfnisse am besten befriedigte. Die Schalen wurden in Brutschränken bei einer Temperatur von $25-27\frac{1}{2}^{\circ}$ C. gehalten.

Um den Larven Flüssigkeit zu verschaffen und zugleich einen genügenden Feuchtigkeitsgrad in der Futtermasse im Stande zu erhalten, wurden ihnen regelmäßig rohe Kartoffelschnitten gereicht. Einmal wöchentlich wurden die von den Larven verpulverten Futterreste gesiebt und wurde frisches Futter gegeben. Die Dauer des Larvalstadiums ist bei den verschiedenen Stämmen ziemlich ungleich, überdies wird sie von den äußern Umständen bedingt. Minimal beträgt sie bei den günstigsten Verhältnissen 5 Monate, die durchschnittliche Dauer ist gut $\frac{1}{2}$ Jahr (cf. 1, S. 148).

Nach einer Anzahl (10—14) Häutungen verwandelt sich die Larve in die für Coleoptera typische Mumienpuppe. Diese arbeitet sich durch Bewegungen des Abdomens hinauf und kommt auf die Futtermasse zu liegen. Einmal wöchentlich, zugleich mit der Futtererneuerung, werden die Puppen ausgesucht, gezählt, nötigenfalls die Männchen und Weibchen getrennt, und in die Puppenschalen, flache irdene Schüsseln mit einem Durchmesser von \pm 13 cm und einer Tiefe von $3\frac{1}{2}$ cm, gebracht. Diese Schalen werden mit einer Glasplatte abgeschlossen. Nach 10—12 Tagen schlüpft der Käfer aus. Sobald die Käfer völlig ausgefärbt sind, werden sie in Blechdosen von $15\frac{1}{2}$ zu

9½ zu 7 cm gebracht, deren Boden mit einem Tuch aus schwarzem Satinett bedeckt ist. Zur Nahrung bekommen sie mit Milch getränkte Stückchen Zwieback und Stückchen rohe Kartoffel. Weiter werden den Tieren Flanellfetzen von 1 qcm gegeben, auf welche sie ihre Eier legen. Diese Fetzen mit den Eiern werden wöchentlich ausgesucht und nachdem die Zahl der Eier bestimmt worden ist, in eine Blechdose mit einer fingerdicken Schicht Larvenfutter gebracht. Die jungen Larven schlupfen nach 10-12 Tagen aus dem Ei, bleiben zunächst noch einige Zeit auf den Flanellfetzen sitzen und verbreiten sich dann über die ganze Futtermasse. Sobald die Larven etwa einen Monat alt sind, werden sie aus der Eierdose in eine Larvenschale gebracht (s. oben).

Bei den weiteren Untersuchungen ergab sich, daß es praktisch war, einige kleine Änderungen an dem obenbeschriebenen Verfahren vorzunehmen.

Wenn man die ausgeschlüpften Käfer bei den noch in der Puppenschale befindlichen Puppen läßt, werden diese fast immer von den Käfern angetressen. ARENDSSEN HEIN (1) suchte dieses Hindernis dadurch zu überwinden daß er Stückchen Zwieback in die Puppenschale legte, sodaß die Käfer sofort Nahrung fanden. Dieses Verfahren schien aber das Übel nicht endgültig zu beseitigen. Deshalb wurde neben der Puppenschale eine zweite Schale in Gebrauch genommen, in welche jeden Tag die ausgeschlüpften Käfer hinüber gebracht wurden. Auf diese Weise blieben die angefärbten Käfer und die Puppen immer getrennt und wurde unnötiger Puppenverlust durch Anfressung verhütet. Da die Käfer regelmäßig mit Stückchen Kartoffel versehen werden mußten, war es zu zeitraubend sie in den obengenannten Käferdosen zu halten. Daher wurden sie nun in Schalen gebracht, wie sie auch für die Larven verwendet werden. Diese lassen sich bequemer handhaben als Blechdosen und ermöglichen außerdem eine bessere Lüftung.

Hatte ARENDSSEN HEIN bisweilen mit Feuchtigkeit zu kämpfen, infolgedessen *Tyroglyphus* auftrat, (1), S. 102, so hatte ich eine andere Feindin zu bekämpfen u.z. die Trockenheit. Diese war im Kellergeschoß, in dem das *Tenebrio*-Material untergebracht worden war, geradezu hinderlich. Durch Verdunstung von Wasser war dieses Hindernis nicht ganz zu beseitigen.

Im allgemeinen litten die Larven weniger unter der Trockenheit

als die Imagines und die Eier. Das ist an sich kein Wunder, weil die Larven regelmäßig mit Kartoffelschnitten gefüttert wurden, wodurch in der Kleienmasse immer ein genügender Feuchtigkeitsgrad erhalten blieb.

Für die Imagines, aber namentlich für die Eier war diese Trockenheit sehr hinderlich. Nicht nur war die Sterblichkeit unter den Käfern ungemein groß, sondern auch die Eierablage war stark herabgesetzt. Es kam noch hinzu, daß ein großer Teil der Eier vertrocknete und keine Larven ergab. Die Sterblichkeit unter den Eiern betrug unter diesen Umständen 50 bis 60 %/. ARENDSSEN HEIN verzeichnet in (1) S. 206-207, als durchschnittliche Sterblichkeitsziffer 32,4 %/. Im Vergleich hiermit ist die ermittelte Sterblichkeitsziffer wohl außerordentlich hoch.

Mit Hilfe des gewöhnlichen Reizmittels, d. h. mit Milch oder mit einer Losung von Huhnereiweiß getränkten Zwiebacks, wußte man es zwar dahin zu bringen, daß die Käfer etwas mehr Eier erzeugten, aber die hinderlich große Sterblichkeit unter den Eiern nahm nicht ab.

Auf sehr einfache Weise gelang es, dieser außerordentlich großen Sterblichkeit unter den Eiern entgegenzutreten: die Flanellfetzen mit den Eiern wurden in Salbenbüchsen getan und diese wurden in einen Brutschrank von $\pm 30^{\circ}$ C. gebracht, worin die Atmosphäre mittels Schalen mit Wasser sehr feucht gehalten wurde (80-90 %/o rel.) In dieser feuchten Wärme keimten die Eier nicht nur zum viel größeren Teil (60 %/o), sondern auch viel schneller; gewöhnlich innerhalb einer Woche. Die ausgeschlüpften Larven halten sich zunächst eine Zeitlang auf den Flanellfetzen auf und versammeln sich nach der ersten Häutung unten in der Büchse. Einmal wöchentlich wurden die jungen Larven daraus in eine Schale mit Larvenfutter hinübergebracht, welche die ersten 3 bis 4 Monate bei etwa 30° C. gehalten wurde. Dies geschah anläßlich der von ARENDSSEN HEIN festgestellten Tatsache, daß eine Temperatur von $\pm 30^{\circ}$ C. eine schnellere Entwicklung der jungen Larven herbeiführt; dagegen scheint diese Temperatur auf das Wachstum der älteren Larven hemmend zu wirken. Deshalb wurden diese bei einer Temperatur von $25-27\frac{1}{2}^{\circ}$ C. gehalten, (4), S. 150. Die Feuchtigkeit der Luft im Raum wurde auf 40 %/o erhöht, indem man Wasser aus einem unten durch Kohlenfadenlampen erwärmten flachen Behälter verdunsten ließ. Hierdurch wurde verhütet, daß die Puppen vertrockneten und wurde ein optimaler Prozentsatz schlüpfender Käfer erzielt.

So konnte folglich in verhältnismäßig einfacher Weise eine große Schwierigkeit überwunden und die Untersuchung unbedenklich weitergeführt werden.

Parasiten hinderten die Kulturen wenig. *Tyroglyphus farinae* zeigte sich nur vereinzelt und dann nur noch bei Kulturen, die entweder zu feucht waren, weil man sie zu reichlich mit Kartoffelschnitten versehen hatte, oder die man vernachlässigt hatte. Durch Sterilisierung des Larvenfutters (trocken bei $\pm 60^{\circ}\text{C.}$), durch regelmäßige Erneuerung des Futters, durch nicht zu reichliches Füttern mit Kartoffelschnitten und durch eine ständige Temperatur von $25-27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C.}$ konnte *Tyroglyphus farinae* mit Erfolg bekämpft werden.

Ein zweiter Parasit, der mitunter ein wenig hinderlich, aber nie schädlich ist, ist die Mehlmotte *Asopia farinalis*. Die Raupe dieses Insektes gedeiht vorzüglich im Futtergemisch der *Tenebrio*-Larven und bildet darin manchmal so dichte Gespinste, daß die ganze Kleienmasse zu einem zusammenhängenden Klumpen wird. Eine derartige starke Entwicklung tritt nur bei den Kulturen auf, in welchen die Larven schwach sind oder sich in geringer Anzahl vorfinden. Bei starkbevölkerten *Tenebrio*-Kulturen habe ich nie etwas von *Asopia* verspürt; offenbar kann sie sich hier nicht behaupten.

Die einzige Bekämpfungsmethode, die aber nur angewandt wird, wenn die gebildeten Gespinste den *Tenebrio*-Larven hinderlich sind, ist diese, daß man die *Asopia*-Raupen aussucht, die *Tenebrio*-Larven siehtet und ihnen neues Futter reicht. Ansteckung mit *Asopia farinalis* kommt augenscheinlich nicht dadurch zustande, daß die Eier sich im Mehl oder in der Kleie vorfinden, sondern dadurch daß herumfliegende Motten ihre Eier in die Larvenschalen legen. Denn es ist doch nicht anzunehmen, daß die Eier von *Asopia* eine Temperatur von gut 60°C. während einiger Stunden ertragen könnten (s. oben).

Ich möchte an dieser Stelle darauf aufmerksam machen, daß oben genannte Mehlmotte vielleicht ein geeignetes Objekt für genetische Untersuchungen bildet. Unter günstigen Umständen kann sie das ganze Jahr hindurch gezüchtet werden; bei einer Temperatur von $25-27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C.}$ beträgt die Dauer einer Generation etwa 2 bis 3 Monate. Eine Schwierigkeit ist aber, daß „pair-mating“ hier nur selten gelingt; möglicherweise läßt sich diese Schwierigkeit durch eingehendere Untersuchungen beseitigen. In Massenkultur ist diese Motte sehr leicht zu züchten.

Obenerwähnte Ergebnisse stimmen völlig überein mit dem, was WHITING (79) für die verwandte mediterrane Mehlmotte *Ephesia kuehniella* ermittelte. So bot die Kultur von *Tenebrio molitor* in technischer Hinsicht keine überwiegenden Schwierigkeiten mehr und konnten die eigentlichen Untersuchungen fortgesetzt werden.

Aus obiger Beschreibung ist wohl zur Genüge hervorgegangen, daß die Zuchtungs-technik zwar sehr einfach, aber ziemlich zeitraubend ist. Die Resultate, welche die Untersuchungen gezeitigt haben, haben aber die Mühe, die in technischer Hinsicht an sie verwendet wurde, reichlich belohnt.

ZWEITES KAPITEL

BESCHREIBUNG DER TENEBRIO MOLITOR L.

Obgleich ARENDSSEN HEIN die allgemeine Biologie und die Morphologie von *Tenebrio molitor* L. ausführlich beschrieben hat (2, 3, 4), ist es zum richtigen Verständnis des hier zu Besprechenden notwendig dasjenige, was ARENDSSEN HEIN darüber mitgeteilt hat, kurz zusammenzufassen. Einige Angaben die ich habe hinzufügen können, sind ebenfalls in dieser Zusammenfassung verarbeitet.

§ 1 Die Larve. Pl. I·1, 2, 3; Fig. 1

Ein jeder der wohl einmal ein Terrarium oder eine Voliere mit insektenfressenden Vögeln angelegt hat, kennt unzweifelhaft den Mehlwurm. Unter diesem Namen ist der glänzende orangefarbige, gut 30 mm lange und fast $3\frac{1}{2}$ mm dicke Larve des Mehlkäfers *Tenebrio*

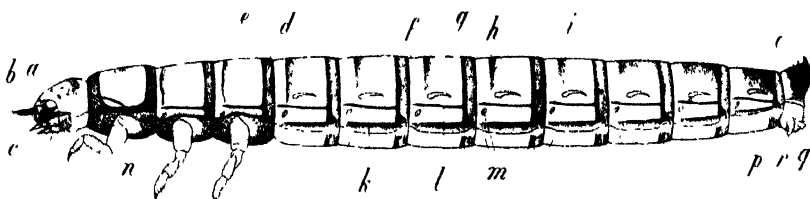


FIG. 1 Seitenansicht einer ausgewachsenen Larve V 3 Erklärung im Text

molitor L. allgemein bekannt. Der Körper dieser Larve zeigt eine deutliche Gliederung in Kopf, Thorax und Abdomen, während letztgenannte zwei Körperteile deutlich segmentiert sind. Die 3 thorakalen Segmente sind daran zu erkennen, daß jedes ein Paar Beine hat. Die Abdominalsegmente, 9 an der Zahl, sind mit Ausnahme des 9. alle ungefähr zylindrisch. Das 9. Abdominalsegment weicht stark in Form ab; es sieht aus wie ein Kegel mit zwei Spitzen, welche durch zwei divergente dorsalwärts gerichtete Stacheln, *o*, gebildet werden. BERLESE (9, S. 334) nennt diese Stacheln corniculi. Auf der Ventralfläche

dieses 9. Segmentes findet man dicht beim proximalen Rand eine ausstülpbare Papille, an deren Spitze der Enddarm ausmündet, *p*. Links und rechts vom After findet sich ein papilläres Scheinfußchen, *q*. KERSCHNER (45) hält diese Papille für das 10. Abdominalsegment (cf. S. 342). Wenn diese Annahme richtig ist, muß die obenangegebene Zahl der Abdominalsegmente um 1 vermehrt werden.

Folgende Punkte müssen besonders berücksichtigt werden:

1. Wenn man die Larve zwischen Daumen und Finger nimmt und den Kopf von der Rostralseite betrachtet, so fallen auf:

α. die viergliedrigen Antennen, Fig. 1, *a*. Das terminale Glied derselben ist sehr klein und endet in eine Fühlborste, Fig. 1, *b*. Das vorletzte Antennenglied ist das größte. Besonders die Farbe des dritten Gliedes hat taxonomischen Wert.

β. die stark entwickelten larvalen Kiefer, Fig. 1, *c*. Die Spitzen derselben sind immer kohlschwarz, die Lateralf Flächen nicht immer. Die Farbenverteilung auf den larvalen Kiefern bildet ebenso wie die Farbe des vorletzten Antennengliedes ein wichtiges Merkmal für die Unterscheidung der verschiedenen Larventypen.

2. Schon bei oberflächlicher Betrachtung fällt an Thorax und Abdomen eine regelmäßige Abwechslung von dunkelfarbigem schmalen mit etwa dreimal so breiten hellfarbigem Querbändern auf. Eine nähere Betrachtung lehrt, daß jedes der Körpersegmente durch solch ein dunkles Querband distal abgeschlossen ist, Fig. 1, *d*. Eine Ausnahme von dieser Regel bilden das erste Thorakalsegment, welches auch an seinem proximalen Rand solch ein dunkles Querband hat und das letzte Abdominalsegment, an welchem dieses Querband gar nicht vorkommt. Dadurch zählt man 12 solche Querbänder am Körper. Es hat sich herausgestellt, daß diese Querbänder nicht ausschließlich durch eine lokal stärkere Entwicklung des Chitins und eine intensivere Pigmentierung desselben bedingt werden. Eine genauere Betrachtung ergibt nämlich, daß an dieser Stelle das Integument eine das Tier wie einen Gürtel umgebende Querfalte bildet, die den rostralen Rand des folgenden Segmentes bedeckt. Die Segmente sind also gleichsam wie die Glieder eines Fernrohrs ineinander geschoben. Die Breite dieser Querbänder variiert mit dem Streckungszustand des Tieres; sie haben eine Breite von etwa ein Viertel der Länge des Segmentes, wenn die Larve völlig gestreckt ist; diese Breite kann bei Zusammenziehung des Tieres bis auf die Hälfte reduziert werden. Es ist selbstverständlich daß

die Farbe der Querbänder mit dem Streckungszustand des Tieres wechselt; sie ist am dunkelsten, wenn dieses sich völlig zusammenzieht, am hellsten wenn es sich ganz streckt.

Der proximale Teil, der Körpersegmente wird durch obengenannte breite, heller gefärbte Bänder, Fig. 1, *e*, gebildet. An diesen breiten Bändern sind zwei scharf voneinander getrennte Teile erkennbar:

1. ein weißer Teil der ungefähr ebenso breit ist wie das dunkel-farbige Querband und den proximalen Rand des Segments bildet (ausgenommen beim ersten Thorakalsegment). Dieser weiße Ring ist nur an der Dorsalseite deutlich wahrnehmbar. Fig. 1, *f*.

2. Der ziemlich gleichmäßig pigmentierte mittlere Teil, Fig. 1, *g*, des Segmentes. Die Grenze zwischen dem Mittelstück und dem weißen Ring ist besonders auf dem mittleren Teil des Körpers auffallend scharf erkennbar. Sie wird durch einen Pigmentquerstreifen, *h*, gebildet, der in der dorsalen Mittellinie am breitesten ist, auf der Lateralfläche schmäler wird und ungefähr zur halben Höhe der Seitenfläche endet. Der Endpunkt, *i*, dieses Pigmentquerstreifens wird durch einen Eindruck im Chitin angegeben, welchen ARENSEN HEIN als Eindruck No. 4 beschrieb (4, S. 129, Fig. 2). Wie ich habe beobachten können, ist dieser Pigmentquerstreifen immer sehr deutlich auf Meso- und Metathorax und auf dem ersten Abdominalsegment entwickelt, er läuft hier ventral weiter bis an den Pigmentlängsstreifen (s. unten), geht aber nicht in diesen über. Auf diesen 3 Segmenten bildet der Pigmentquerstreifen gleichsam eine Verdickung an der Oberfläche des Körpers, dies ist an dem rostralen Rand dieses Streifens besonders deutlich wahrnehmbar.

Die obenbesprochenen Querbänder sind auch als solche an der Ventralseite zu erkennen. Sie gehen aber nicht ununterbrochen von Tergit auf Sternit über, sondern zeigen auf der Grenze zwischen diesen zwei Teilen eine deutlich wahrnehmbare Unterbrechung. An dieser Stelle spaltet sich vom Querband ein Längsband, *k*, ab. Dieses ist etwas schmäler als das Querband, hat dieselbe Struktur und ungefähr dieselbe Farbe als dieses und läuft bis an den proximalen Rand des Segmentes. Man findet diese Längsbänder auf allen Körpersegmenten, mit Ausnahme des letzten Abdominalsegmentes. Morphologisch entspricht dieses Längsband den verdickten ventralen Rand des Tergits. An dieser Stelle grenzen Tergit und Sternit ebenso dachziegelartig aneinander, wie es oben bei den Querbändern behandelt wurde. Die

Breite und mithin auch die Farbe dieses Längsbandes wechselt mit dem Streckungszustand des Tieres.

In einer Entfernung von $\pm \frac{1}{2}$ mm läuft dorsal von und parallel mit dem Längsband ein schmaler dunkler Pigmentstreifen, *l*, der sich dorsal an das Querband anschließt und proximalwärts weiterläuft bis an die Stelle, wo der weiße Ring anfängt oder in einzelnen Fällen auch noch in diesen eindringt. Dieser Pigmentlängsstreifen hat denselben Farbenton als die Querbänder, ist aber bedeutend dunkler. Er kommt auf allen Segmenten vor, außer auf dem letzten Abdominalsegment.

ARENDSEN HEIN bezeichnete diesen Pigmentlängsstreifen als „Seitenlinie“ (4, S. 128).

Soweit mir bekannt ist, wurde diese „Seitenlinie“ von ARENDSEN HEIN nur von einem Verfasser beschrieben u. z. von KRUGER (46). Dieser Untersucher spricht von „Lateralleiste“ (cf. S. 6), obgleich er ausdrücklich hinzufügt, daß er unter dem Wort „Leiste“ nicht eine aus der Körperoberfläche hervorragende Längsleiste verstehe. Aus seiner Abbildung Fig. 3, S. 7, geht dies auch aufs deutlichste hervor. Diese „Lateralleiste“ weist bei mikroskopisch-anatomischer Untersuchung einen interessanten Bau auf, indem der Chitinpanzer dort durch keilförmige stärker pigmentierte Stücke verstärkt ist. Weil nun dieser Pigmentlängsstreifen durchaus nicht den Charakter einer Leiste hat, finde ich KRUGERS Bezeichnung weniger glücklich gewählt. Gegen den von ARENDSEN HEIN eingeführten Namen „Seitenlinie“ erhebt sich m. E. das Bedenken, daß man bei diesem Wort an ein Sinnesorgan denkt, während dies durchaus nicht darunter verstanden wird. Deswegen möchte ich vorschlagen, hier die neutrale Bezeichnung „Pigmentlängsstreifen“ anzuwenden.

In dem proximalen Teil des vom Längsband und Pigmentlängsstreifen eingeschlossenen Feldes, gerade in der Verlängerungslinie des proximalen Randes des Pigmentquerstreifens und ebenso weit von der Dorsalfläche als von der Ventralfläche entfernt, befindet sich eine ovale oder kreisrunde Öffnung, *m*, mit etwas verdicktem mitunter pigmentiertem Rande. Dies ist das Stigma; man findet Stigmata auf allen Körpersegmenten, außer auf dem letzten Abdominalsegment, während auf dem Prothorax, ein wenig dorsal von den Coxae, Grübchen, *n*, vorkommen, welche ARENDSEN HEIN für rudimentäre Stigmata hält.

Die Thorakalsegmente sind an der Ventralseite ziemlich dunkel pigmentiert; diese Ventralseite ist viel matter, hat aber ungefähr die-

selbe Farbe als die Querbänder des Tieres. Die Farbe dieses Körperteiles bildet ein wesentliches Merkmal für die Unterscheidung der verschiedenen Larventypen.

Zum Schluß sind noch einige Einzelheiten bezüglich der Extremitäten des Thorax zu erwähnen. Jedes der Beine besteht aus 5 Gliedern; das am meisten distale Glied wird durch eine gebogene, dunkel pigmentierte Kralle gebildet. Die Farbenverteilung auf diesen Krallen ist von großer Wichtigkeit bei der Identifizierung der verschiedenen Larventypen.

Am Ende des Larvenstadiums, dessen Dauer sehr variabel ist (5—27 Monate), was nicht nur von äußeren Umständen sondern auch von der erblichen Veranlagung bedingt wird, verpuppt sich die Larve.

§ 2. Die Puppe. Pl. I: 4, 5, 6; Fig. 2

Die Puppe ist eine typische Mumienpuppe, sehr beweglich und schelfförmig gekrümmt (Konkavseite = Ventralseite). Der Kopf ist

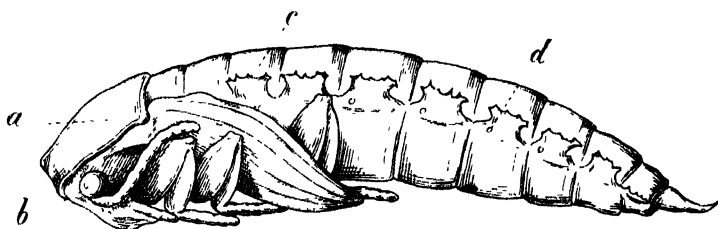


FIG. 2 Puppe von der Seite gesehen V - 4 -

ganz unter dem Prothorax, Fig. 2. *a*, zurückgebogen, sodaß, wenn man die Puppe von der Dorsalseite betrachtet, der Prothorax das erste Segment zu sein scheint. Der Körper weist dieselbe Gliederung in Segmente auf als bei der Larve, auch hier wird der distale Rand jedes der Segmente, mit Ausnahme des Prothorax und der letzten zwei Abdominalsegmente, durch ein dunkelfarbiges Querband gebildet, welches hier aber nicht die Gestalt einer Quertalte im Integument hat, sondern vielmehr wie eine linsenförmige, weniger stark chitinierte Membran aussieht. Längsbänder und Pigmentlängsstreifen kommen bei der Puppe nicht vor.

Sehr auffallend sind die flügelartigen lateralen Verbreiterungen, *c*, die alle Abdominalsegmente außer dem Letzten aufweisen. In Bezug auf

diese lateralen Segmentverbreiterungen habe ich folgendes feststellen können. Die lateralen Ränder dieser Verbreiterungen tragen 3—5 Stacheln; der kaudale und rostrale Rand und die Spitzen der obenerwähnten Stacheln sind dunkel pigmentiert; diese Farbe ist meistens rotbraun bis braun, selten schwarz. Die Farbe auf den Rändern dieser Segmentflügel ist von Bedeutung für die Unterscheidung der verschiedenen Typen.

In der Larve, die im Begriff ist, sich zu verpuppen, Fig. 3, sind diese pigmentierten Ränder bereits durch die Larvenhaut hindurch deutlich sichtbar.

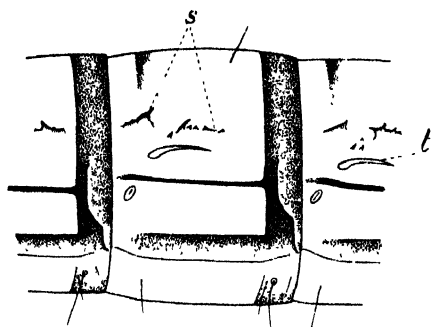


FIG. 3 Lateralansicht eines Abdominalsegmentes einer ausgewachsenen Larve.

V 10 Erklärung im Text.

Sie zeigen sich dort als eine gebrochene dunkle Linie, *s*, etwas dorsal von dem Chitineindruck, *t*, welchen ARENDSSEN HEIN als kommaförmigen Eindruck beschrieb (c. f. 4, S. 130).

Durch dieses einfache Merkmal lassen sich die Larven, die im Begriff sind, sich zu verpuppen, sofort erkennen.

Das letzte Abdominalsegment, Fig. 4, ist bedeutend kleiner als die andern Abdominalsegmente und ist von der Ventralseite betrachtet U-förmig; an seinem distalen Rand trägt es zwei große, divergente, an der Spitze pigmentierte Stacheln, *a*.

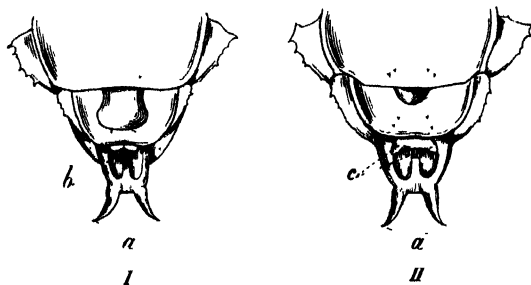


FIG. 4. Die letzten Abdominalsegmente einer männlichen (I) und einer weiblichen Puppe (II) von der Ventralseite.

V 6X. Erklärung im Text

An der Ventralseite weist dieses Segment eine Ausbuchtung auf, welche lateral und distal durch einen verdickten U-förmigen Rand des Segmentes selbst begrenzt wird. Der

proximale Rand wird durch den distalen Rand des vorletzten Abdominalsegmentes gebildet, welcher Rand das letzte Abdominalsegment zum Teil bedeckt. In dieser Aushöhlung, an dem distalen Rand des zweitletzten Segmentes, liegen einige kleine Knoten. Diese Körperchen, beim Männchen vier an der Zahl, sind geordnet auf die Weise, wie in Fig. 4, *b*, angegeben ist. Bei der weiblichen Puppe findet man nur zwei solche Knoten, *c*. Sie sind dort größer, mehr warzenförmig und an der Basis miteinander verwachsen SALING (68) und KERSCHNER (45) beschrieben schon diese Geschlechtsunterschiede bei der Puppe. Bei letztgenanntem Autor

findet man nähere Einzelheiten über die Bedeutung der obenerwähnten Knoten. Durch diesen leicht wahrnehmbaren Unterschied kann man ohne jede Muhe männliche und weibliche Puppen voneinander trennen, ein Umstand, dessen Wert für genetische Untersuchungen nicht hoch genug anzuschlagen ist.

Die Dauer des Puppenstadiums betrug gemäß den Umständen, unter welchen meine Untersuchungen angestellt wurden etwa 10—12 Tage. Die hier angegebene Dauer steht zwischen der von KERSCHNER (45, S. 350) und von BACHMETJEW (6, S. 236) in der Mitte. Diese Untersucher geben für die Dauer des Puppenstadiums bzw. 7—9 Tage (d. h. bei 24° C.) und 16½ Tage (d. h. bei 16° C.) an.

Am Ende dieser Periode kann man alle Teile der Imago bis in Einzelheiten erkennen, da diese dann bereits teilweise pigmentiert sind.

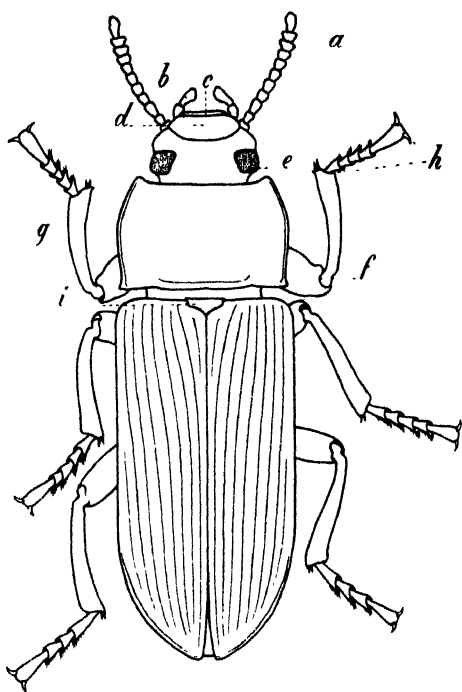


FIG. 5 Käfer von der Dorsalseite gesehen.
Ein wenig schematisiert. V : 4 x.

§ 3. Der Käfer. Fig. 5

ARENDSEN HEIN behandelt das Ausschlüpfen des Käfers nicht. Ich beobachtete, daß der junge Käfer seine Haemolymphe vorzwängt; dabei platzt ihm die Puppenhaut auf dem Prothorax in der dorsalen Mittellinie und macht er zunächst den vordern Teil seines Körpers frei. Sodann wird die Puppenhaut vom Abdomen abgestreift und schließlich werden die Extremitäten gänzlich befreit. Bei einem eben ausgeschlüpften Käfer ist der Chitinpanzer noch nahezu weiß, mit Ausnahme der Teile, welche schon in der Puppenhaut ihren Pigmentationsprozeß durchmachen. Diese anfangs weißen Teile sind nach wenigen Tagen ebenfalls völlig ausgefärbt. Auf diesen Ausfärbungs-

prozeß komme ich noch ausführlicher zurück.

Von dem allgemeinen Habitus des Käfers bekommt man einen Eindruck durch Fig. 5.

Die Länge beträgt etwa 18 mm. Die Farbe ist an der Dorsalseite meist dunkel braunschwarz, die Ventralseite und die Extremitäten sind rotbraun. Sehr selten ist der ganze Käfer kohlschwarz.

Von großer Wichtigkeit für die Unterscheidung der verschiedenen Farbentypen beim Käfer ist die Farbe der Dorsalseite, der Ventralseite und der Extremitäten. Die beiden Geschlechter lassen sich auf einfache Weise voneinander unterscheiden an der Form der Chitinklappe, welche die äußern Geschlechtsorgane

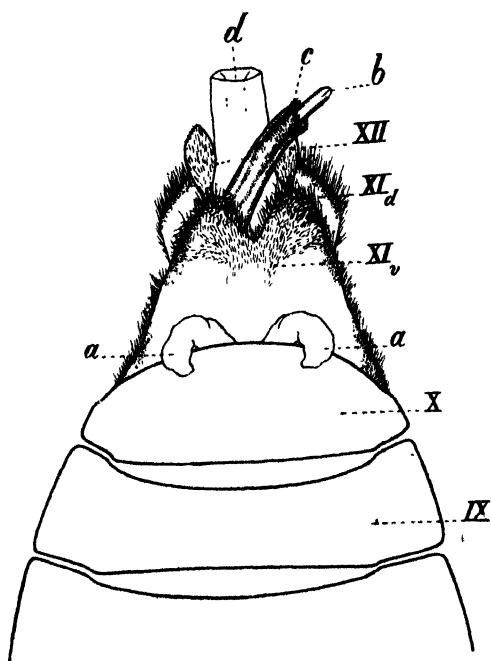


FIG. 6. Ventralansicht der äußern Geschlechtsorgane eines männlichen Käfers. V -- ♂ 12 <.

IX-XII Nummern der Segmente.

XI_d Tergit von XI.

XI_v Sternit von XI.

a Styli.

b Penis.

c Penisscheide.

d After.

an der Ventralseite bedeckt.

Diese Klappe, welche morphologisch dem Sternit des 8. Abdominalsegmentes entspricht (s. KERSCHNER, 45, S. 358) ist beim Männchen mediangespalten, beim Weibchen nicht, Fig. 6 und Fig. 7. Wenn das Tier in Ruhe ist, wird diese Klappe durch das Sternit des 7. Abdominalsegmentes, Fig. 6, X, bedeckt. Drückt man leise auf den Hinterleib, so werden die äußern Geschlechtsorgane ausgestülpt und ist die Klappe deutlich wahrnehmbar.

Etwa 3×24 Stunden nach dem Ausschlüpfen legen die Weibchen ihre ersten Eier; sie fahren damit ± 2 Monate fort. Das Gelege eines Weibchens enthält durchschnittlich 100-150 Eier. Nach etwa 10 Tagen verläßt die junge Larve das Ei.

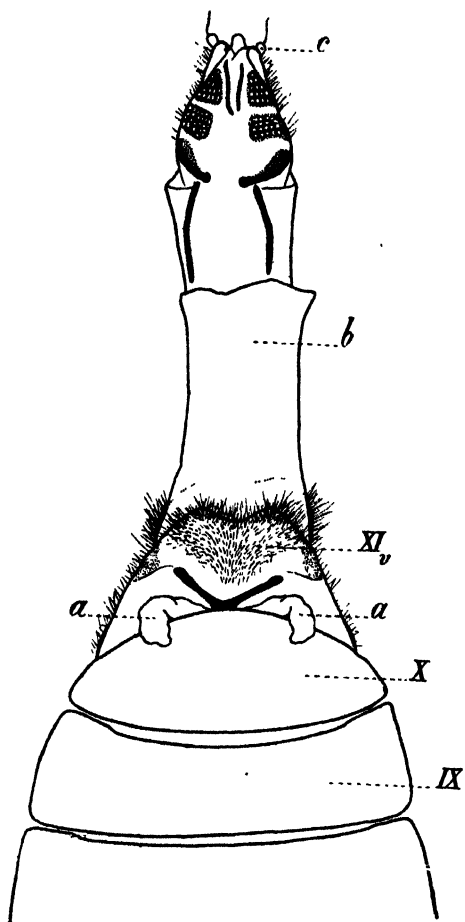


FIG. 7. Die ausgestülpten äusseren Geschlechtsorgane eines weiblichen Käfers von der Ventralseite. $V = \pm 12 \times$.

a Styli.

b Legebohrer.

c Fühler des Legebohrers.

Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 6.

Diese lange Einleitung war unbedingt notwendig, weil bei der Besprechung der eigentlichen Untersuchungen immer wieder auf die obenbeschriebenen weniger bekannten morphologischen Einzelheiten verwiesen wird.

Die Merkmale, die taxonomischen Wert haben, sind also:

a) *für die Larve:*

- α . die Farbe der Querbänder.
- β . die Farbe des mittleren Teiles der Segmente.
- γ . die Farbe der Dorsalseite des 8. Abdominalsegmentes.
- δ . die Farbe der Ventralseite der Thorakalsegmente.
- ϵ . die Farbenverteilung auf der Lateralfäche der Kiefer und auf den Krallen.
- ϕ . die Farbe des vorletzten Antennengliedes.

b) *für die Puppe:*

- α . die Farbe der Querbänder.
- β . die Farbe der Ränder der lateralen Segmentverbreiterungen.

c) *für den Käfer:*

- α . die Farbe der Dorsalseite.
- β . die Farbe der Ventralseite.
- γ . die Farbe der Extremitäten.

DRITTES KAPITEL

PIGMENTIERUNGSTYPEN

§ 1. *Einleitung*

Bei *Tenebrio molitor* kann man im wesentlichen drei Pigmentierungstypen unterscheiden; diese drei Typen werden nacheinander für Larve, Puppe und Imago besprochen.

Die am meisten vorkommende Farbe bei der Larve von *Tenebrio molitor* L. ist gelborange. Sowohl die von Vogelhändlern bezogenen Larven als die, welche in Mehlspeichern u. s. w. gesammelt worden sind, zeigen ausschließlich oder fast ausschließlich diese Farbe.

Im Jahre 1915 fand ARENDSSEN HEIN, nachdem er sich die Mühe gegeben hatte, eine große Anzahl Larven sehr verschiedener Herkunft zu untersuchen, neben einer übergroßen Mehrheit orangenfarbiger Larven auch einige dunklere, mehr braun gefärbte.

Diese Larven, deren Farbe ARENDSSEN HEIN als rehbraun bis kastanienbraun bezeichnet, lieferten einige für diesen Farbentypus scheinbar reine Stämme. Aus einem dieser Stämme entwickelten sich im Jahre 1916 einige Käfer, die durch ihre tiefschwarze Farbe auffielen. Sogar die Extremitäten und die Ventralseite des Abdomens, die gewöhnlich eine rotbraune Farbe haben (s. S. 18), waren hier kohlschwarz. Diese Käfer, die mit recht als Melanisten bezeichnet werden dürfen, wurden untereinander gepaart und erzeugten einen reinen Stamm, dessen Larven bedeutend dunkler gefärbt waren als die, welche ARENDSSEN HEIN rehbraun nannte. Als dieser dritte Larventypus einmal die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt hatte, kostete es wenig Mühe auch aus den rehbraunen Stämmen noch eine Anzahl Larven abzusondern, welche unzweifelhaft zu diesem dunkelsten Typus gehörten. Diese Larven bildeten mit den obengenannten das Ausgangsmaterial für die melanistischen Stämme.

Zweifellos ist diese melanistische Form sehr selten; dies beweist wohl die von ARENSEN HEIN erwähnte Tatsache, daß er unter 4400 Larven, die aus 30 verschiedenen Orten in Süd-, Mittel- und Osteuropa und aus Ost- und Westamerika stammten, keinen einzigen Melanisten fand, (4), S. 126. Für eine mögliche Erklärung dieses seltenen Vorkommens kann ich auf GOLDSCHMIDT (34), S. 154 verweisen, der für die melanistische Form von *Lymantria monacha* L. dasselbe Thema behandelt. Der Prozentsatz, in welchem die melanistischen Käter in der Natur vorkommen, könnte bei vollkommen freier Paarung nur dann erhöht werden, wenn die Melanisten irgend einen positiven Selektionswert besäßen. Wegen der geringeren Größe und der langsameren Entwicklung der Melanisten (s. S. 28, 29) neige ich aber zur Annahme, daß die Melanisten diesen positiven Selektionswert nicht besitzen und aus diesem Grunde in der Natur immer in geringer Anzahl vorkommen.

Um diese drei Farbentypen bequem andeuten zu können, führte ARENSEN HEIN verkürzte Bezeichnungen ein, indem er die Anfangsbuchstaben der Farbe nahm, die der betreffende Typus zeigte. Abgesehen davon daß sie mit der Sprache, in welcher die Veröffentlichung erfolgte, wechselten, erhebt sich gegen diese Bezeichnungen das ernstliche Bedenken, daß sie namentlich in genetischen Publikationen den Eindruck einer Erbformel machen, während daran gar nicht gedacht ist.

Untenstehende Tab. 1 gibt ein Bild von der Verwirrung, welche eine derartige Bezeichnung herbeiführen kann.

TAB. 1.

	Bezeichnung in A. H.'s Versuchs- protokollen	Bezeichnung in A. H.'s deutschen Publ.	Bezeichnung in A. H.'s engli- schen Publ.	Vorgeschlagene neutrale Bezeichnung
1	L O R	O R	O R	orange
2	D K B	R B	C B	gelbbraun
3	K A Z	A S	B A	umbrabraun

Es ist m.E. viel besser die verschiedenen Pigmentierungstypen entweder durch einen neutralen Namen oder durch die Erbformel zu bezeichnen. Ich habe deshalb den Typus, der durch eine orange Larve

gekennzeichnet wird, kurz den orangen Typus genannt; die Farbe von Typus 2 aus Tab. 1 wird m.E. besser durch den Namen gelbbraun charakterisiert, daher wird dieser Typus als gelbbrauner Typus angedeutet. Für den Typus, der in obiger Tabelle als Nr 3 angegeben ist, leitete ARENSEN HEIN den Namen von dem Aussehen des Käfers her, der, wie schon bemerkt, ein Melanist ist. Obwohl die Bezeichnung „Melanist“ richtig ist, wird jedoch der dritte Typus der Gleichförmigkeit wegen auch nach der Farbe der Larve genannt; d. h. dieser dritte. Typus wird als umbrabrauner Typus angedeutet.

Dennoch bietet der Name „melanistischer Typus“ in einigen Fällen, z.B. bei der Besprechung der Kreuzungsergebnisse, einige Vorteile; wenn dort von Käfertypen die Rede ist, wird dieser Name dann auch hier und da benutzt werden.

§ 2. *Beschreibung der drei Pigmentierungstypen*

a. Die Larve

. Pl. I: 1, 2 und 3

Wenn man die Larven, welche zu den drei Haupttypen gehören, nebeneinander von der Dorsalseite betrachtet, fallen die Farbenunterschiede sofort auf. Als Ganzes betrachtet, ist die orange Form die hellste, dann folgt die gelbbraune und schließlich die umbrabraune Pl. I: 1, 2 und 3.

Ein charakteristischer Zug, der den umbrabraunen Typus scharf von den beiden andern unterscheidet, ist das Fehlen eines roten Tones, welcher für die orange und die gelbbraune Form gerade so typisch ist. Die Farbe der umbrabraunen Form ist dunkler, aber vor allem grauer, weniger „frisch“ als die der beiden andern Typen. Dieser Unterschied tritt besonders deutlich hervor, wenn man die Larven der drei Farbentypen während ihrer Ausfärbung nach einer Häutung vergleicht. Man sieht dann, daß die umbrabraune Larve ein Stadium durchläuft, worin das ganze Tier gleichmäßig graubraun gefärbt ist. Dieser graue Ton kommt bei den zwei andern Larventypen nicht vor. Man bekommt einen sehr guten Eindruck von den zwischen den drei Pigmentierungstypen bestehenden Unterschieden, wenn man die Farben der Ventralseiten der Thorakalsegmente miteinander vergleicht. Hier findet man die Farbenunterschiede, die schon bei der Betrachtung der Dorsalseite deutlich auffielen, gewissermaßen vergrößert

zurück, da die Ventralfläche der Thorakalsegmente dieselbe Farbe als die Querbänder aufweist, d. h. die allgemeine Farbe der Dorsal-seite, nur viel dunkler.

Um die Farbe der obengenannten drei Typen festzulegen, bediente ARENSEN HEIN sich der Farbentabelle SACCARDO's (67). Die Farbe der orangen Larve als Totaleindruck, liegt etwa zwischen orange-gelb Nr 21 und ockergelb Nr 29, die der gelbbraunen (= RB oder CB bei ARENSEN HEIN) ist annähernd Nr 8, isabellfarbig, während die Farbe der umbrabraunen Larve (= AS oder BA-Larve bei ARENSEN HEIN) am besten charakterisiert wird durch Nr 9, umbrabraun, (4), S. 132.

Diese Bestimmungen müssen dem Sachverhalt nach ziemlich roh sein, da SACCARDO's Tabelle wenig Farben angibt.

Deshalb wurde bei der Fortsetzung der Arbeit ARENSEN HEIN's die Farbe der Larven mit Hilfe der bekannten BAUMANN'schen Far-bentonkarte (8) aufs Neue bestimmt. Als typische Teile kamen bei dieser Farbenbestimmung in Betracht:

- α die Querbander im mittleren Teil des Körpers;
- β die Mittelstücke der Segmente im mittleren Teil des Körpers;
- γ die Dorsalseite des 8. Abdominalsegmentes.

Die Bestimmungen wurden von wenigstens drei Personen unab-hängig voneinander an einer möglichst großen Anzahl Larven vorgenom-men und ergaben folgendes Resultat:

für die *orange Larve*

Querbänder	zwischen 482 (7 Oc 2) und 511 (6 CO-Oc 1)
Mittelstücke der Segmente	539 (4 CO 3)
8. Abdominalsegment dorsal	458 (7 O-Oc 1).

für die *gelbbraune Larve*

Querbänder	439 (9 O 4)
Mittelstücke	576 (5 Co-CO3)
8. Abdominalsegment dorsal	411 (10 O-Or 4)

für die *umbrabraune Larve*

Querbänder	464 (9 O-Oc3)
Mittelstücke	zwischen 577 und 579 (7 Co-Co 3 und 6 Co-Co 4)
8. Abdominalsegment dorsal	395 (11 Or 5)
	jedoch etwas mehr rot

Obgleich diese Farbenunterschiede nicht groß sind, ermöglichen sie meistens eine scharfe Scheidung zwischen den drei Typen (für zweifelhafte Fälle s. S. 26).

Bei der Feststellung der Farbe einer Larve muß man immer mit der Tatsache rechnen, daß diese Farbe sich während des Larvenlebens durch verschiedene Ursachen ändert. Eine derselben ist, daß die Larve sich einige Male häutet; für die Zahl der Häutungen s. ARENDSEN HEIN (1), S. 199. Kurz vor einer Häutung sitzt die Larvenhaut locker und in Falten um den Körper; das Tier weist eine viel dunklere Farbe auf als in normalem Zustand. Gleich nach der Häutung ist die Larve, mit Ausnahme der Spitzen von Kiefern und Krallen, ganz weiß, während das Farbmuster in der abgeworfenen Larvenhaut vollkommen scharf wahrnehmbar ist. Die Farbe der *Tenebrio*-Larve wird nur durch kutikuläre Pigmente verursacht. Diese Tatsache wurde bereits im Jahre 1904 von PLOTNIKOW (57) an Durchschnitten festgestellt.

Die anfangs ganz weiße Larve durchläuft nach jeder Häutung einen Ausfärbungsprozeß, der sich in ± 18 Stunden vollzieht. GÖRTNER (36), S. 367 gibt an, daß die Larve nach 8-12 Stunden ganz ausgefärbt sei. Eine derartig schnelle Ausfärbung habe ich niemals wahrgenommen. Während dieses Ausfärbungsprozesses wird das Integument allmählich dunkler, bis die definitive Farbe erreicht ist; diese Farbe bleibt während dieses Instars konstant. Es ist selbstverständlich, daß man für die Feststellung der Larvenfarbe keine Individuen gebrauchen darf, die sich eben gehäutet haben. Nicht nur während des Ausfärbungsprozesses nach einer Häutung, sondern auch mit dem Alter der Larven ändert sich die Körperfarbe; d.h. in jedem folgenden Instar wird nach der Ausfärbung eine dunklere Farbe erreicht als im vorhergehenden. So ist z.B. die eben ausgeschlüpfte Larve noch ganz weiß und bleibt dies bis zur ersten Häutung; erst nach der ersten Häutung nimmt der ganze Körper eine gleichmäßige orange Färbung an. Ich teile hier nur Einzelheiten des orangen Typus mit; die der beiden andern Typen weichen nicht wesentlich davon ab. Erst nach einigen Häutungen fangen die Querbänder und die anderen Zentren intensiver Pigmentation (8. und 9. Abdominalsegment u.s.w.) an sich abzuheben. Wenn die Larve nahezu halb ausgewachsen ist, d.h. nach ± 6 Häutungen, ändert sich die Farbe nicht mehr von einem Instar zum andern. Von diesem Stadium an läßt sich also die Larvenfarbe

genau feststellen, wenn man dafür sorgt, die Individuen, die im Begriff sind, sich zu häuten oder die sich eben gehäutet haben, von der Beobachtung auszuschliessen. Von den letztgenannten Individuen kann die Farbe später bestimmt werden.

Sogar wenn man diese Vorkehrungen trifft, ist es oft schwer, eine dunkelfarbige Larve des gelbbraunen Typus von einer hellfarbigen, dem umbrabraunen Typus angehörenden, zu unterscheiden, wenn man wenigstens ausschließlich nach der Farbe urteilt. Vergleicht man die beiden Larventypen in Masse miteinander, dann fallen die umbrabraunen Larven sofort auf, indem die braune Farbe einen ganz anderen Ton hat als bei den gelbbraunen Larven. Diese Schwierigkeit ergibt sich nur bei der Unterscheidung des gelbbraunen von dem umbrabraunen Typus; der Farbenunterschied zwischen orange und gelbbraun und zwischen orange und umbrabraun genügt, um eine scharfe Scheidung zwischen diesen Typen vornehmen zu können.

Glücklicherweise gibt es für jeden der drei Typen auch noch einige andere Merkmale, die in einem zweifelhaften Fall wie der vorliegende doch noch eine scharfe Scheidung ermöglichen.

Diese Merkmale sind:

α die Farbeneinteilung auf der Lateralfäche der Mandibeln und auf den Tarsalkrallen.

β die Farbe des vorletzten Antennengliedes.

ARENDSSEN HEIN (4), S. 132, teilt darüber folgendes mit.

„Abgesehen von dem makroskopischen Unterschiede in der Farbe dieser drei Varietäten, zeigen die AS (= umbrabraunen) Larven, mit der Lupe beobachtet (6 mal. Vergr.), noch andere Farbenabweichungen, welche wir jetzt erwähnen wollen. Wenn man den Kopf einer Larve zwischen Daumen und Finger nach sich zu hält und mit der Lupe beobachtet, so übersieht man die laterale Fläche der Kiefer mit ihren spitzen Zähnen. Die Kieferspitzen sind bei allen *Tenebrio*-Arten tief schwarz; die laterale Fläche zeigt aber alle Abstufungen von schwarz bis rotbraun. Sind die Kiefer über ihre ganze Ausdehnung nach der Basis zu schwarz, so ist das eine Eigentümlichkeit, welche allein der AS-*molitor* Larve eigen ist. Dasselbe kann gesagt werden von der schwarzen Farbe des dritten und vierten Gliedes der Antennen, welche bei allen übrigen *Tenebrio*-Arten eine verschiedene Nuancierung von rotbraun zeigen“.

Weiter auf S. 133:

„Außerdem sind die Krallen der drei Beinpaare bei den AS-Larven fast ganz schwarz; bei den übrigen Varietäten und Arten sind allein die Endspitzen der Krallen schwarz, der übrige Teil zeigt verschiedene Abstufungen von rotbraun“.

. . . . und schließlich auf S. 133:

„Durch die schwarze Farbe der ganzen Kiefer, des dritten und vierten Antennaglies, der ganzen Krallen, und durch die dunkle, nicht rotbraune Farbe der ventralen Fläche der thorakalen Segmente ist die AS-Larve sehr scharf von allen übrigen zu unterscheiden“.

Diese Angaben ARENSEN HEINS wurden von mir an einer großen Anzahl Larven kontrolliert und vollkommen richtig befunden.

Fig. 8 gibt die Farbenverteilung auf den Krallen der drei Typen an. In dieser halbschematischen Figur sind die schwarz gefärbten Teile der Kralle schwarz angegeben. Die in der Figur weißen Teile zeigen verschiedene Abstufungen von braun.

Berücksichtigt man diese leicht wahrnehmbaren

Merkmale von Kiefern und Krallen neben der allgemeinen Körperfärbung, so ist es immer möglich eine scharfe Scheidung zwischen den Farbentypen vorzunehmen.

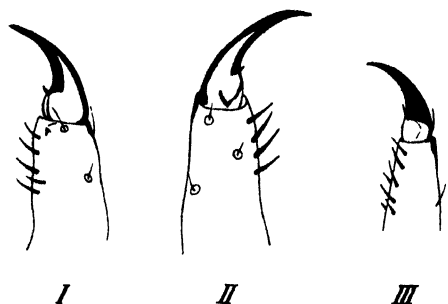


FIG. 8. Tarsalkrallen der drei Larventypen. I orange, II gelbbrauner- III umbrabrauner Typus. V - 16 . .

b. Die Puppe

Pl. I: 4, 5 und 6

Zwischen den aus jedem der obenbeschriebenen Larventypen hervorgegangenen Puppen findet man bezüglich der allgemeinen Farbe dieselben Unterschiede als bei den Larven. ARENSEN HEIN erwähnt diese Farbenunterschiede nicht. Sie sind bei der Puppe weniger deutlich, weil diese eine hellere und weniger frische Farbe haben als die Larven.

Bei der Puppe des orangen Typus, Pl. I, 4, ist die Dorsalseite der Abdominalsegmente sehr hell orangefarbig; bei der des gelbbraunen

Larventypus ist dieser Teil des Körpers etwas dunkler und mehr braun gefärbt, während die Puppe der umbrabraunen Larve, Pl. I, 5, dieselbe graubraune Färbung aufweist als die Larve, nur viel heller.

Die Querbänder haben bei jeder der drei Formen dieselbe Farbe als die Dorsalseite des Abdomens, nur daß sie viel dunkler sind.

Auch die Teile, welche keine dunkle Pigmentierung aufweisen, d.h. die ganze Ventralseite, zeigen bei der Puppe des umbrabraunen Typus charakteristische Unterschiede mit derjenigen der beiden andern Typen. Beim erstgenannten Typus ist die Ventralseite weiß, während sie bei den beiden andern elfenbeinweiß ist.

Ein wichtiges Merkmal, welches die Puppe des umbrabraunen Typus scharf von derjenigen der beiden andern Typen unterscheidet, liegt m.E. in der Farbe der Ränder der flügelartigen Segmentverbreiterungen (s. S. 16) und in der Farbe der terminalen Abdominalstacheln. Diese Teile sind beim erstgenannten Puppentypus kohlschwarz, Pl. I, 5; bei den beiden andern Typen schokoladenbraun, Pl. I, 4. Infolge dieses letzten Merkmal ermöglicht es, in einer Mischung den umbrabraunen Typus leicht von den beiden andern Typen zu trennen.

c. Der Käfer

Wie ARENDSSEN HEIN bereits angab (2), S. 249, (4), S. 123, liefern die orangen sowie die gelbbraunen Larven Käfer, welche keine phänotypischen Unterschiede aufweisen. Wenn sie völlig ausgefärbt sind, zeigen sie an der Dorsalseite eine dunkel braunschwarze Farbe, während die Ventralseite und die Extremitäten rotbraun sind.

Der dem umbrabraunen Larventypus entsprechende Käfertypus ist an der Dorsalseite kohlschwarz, während auch diejenigen Teile, welche bei den andern Käfern rotbraun sind, s. S. 18, hier ebenfalls eine kohlschwarze Farbe aufweisen. Mit Recht darf man hier also von einer melanistischen Form reden.

Melanismus ist bei den *Coleopteren* eine nicht gerade häufig auftretende Erscheinung. OUDEMANS (54) erwähnt 14 Spezies, bei welchen diese Erscheinung wahrgenommen worden ist; *Tenebrio* kommt darunter nicht vor. BORN (16) beschreibt eine melanistische Form von *Carabus auronitens*. Die melanistischen Käfer von *Tenebrio molitor* L. sind immer kleiner und langsamer in ihrer Entwicklung als die nicht-

melanistischen. Diese Tatsache widerspricht der Angabe von BOWATER (17, S. 300, 308) und GOLDSCHMIDT (34, S. 158), daß melanistische Schmetterlinge eine kräftigere Konstitution und eine schnellere Entwicklung haben als die nicht-melanistischen.

So auffallend die Unterschiede zwischen diesen zwei Käfertypen in ausgefärbtem Zustand auch sein mögen, während des Ausfärbungsprozesses des jungen, eben ausgeschlüpften Käfers treten sie noch viel deutlicher hervor.

Die Teile des Chitinpanzers welche bei dem eben ausgeschlüpften Käfer des orangen oder des gelbbraunen Typus rotbraun sind, ARENDSSEN HEIN (2), S. 250 und (4), S. 123, zeigen beim melanistischen Käfer eine tiefschwarze Farbe.

Werden eben ausgeschlüpfte Käfer des orangen oder gelbbraunen Typus während 3—5 Stunden bei 27° C. gehalten, so zeigt der ganze Körper eine ziemlich gleichmäßige orange- bis rotbraune Farbe. Diese gleichmäßige rotbraune Farbe kommt bei dem ausfärbenden melanistischen Käfer nicht vor; dieser zeigt 3—5 Stunden nach dem Ausschlüpfen eine gleichmäßige kaffeebraune bis rußbraune Farbe, die nach kurzer Zeit (\pm 24 Stunden) in kohlschwarz übergeht.

Ein Merkmal, das wie ich feststellen konnte, nicht nur sehr wichtig ist für die Unterscheidung der zwei Käfertypen voneinander, sondern auch von ihren Bastarden, liegt in der Farbe des Tergits des 7. Abdominalsegmentes, des sogenannten Pygidiums. Dieser Teil des Körpers ist bei dem melanistischen Käfer dunkel kaffeebraun oder fast schwarz; dasselbe gilt für das Tergit und das Sternit des 8. Abdominalsegmentes (d.h. die Chitinplatten, welche die äußern Geschlechtsorgane dorsal und ventral bedecken, s. S. 18).

Bei den nicht-melanistischen Käfern haben diese Körperteile immer eine orange- bis rotbraune Farbe.

Durch dies einfache Merkmal kann man stets, auch wenn man den Ausfärbungsprozeß nicht hat beobachten können, die beiden Käfertypen und ihre Bastarde voneinander unterscheiden.

Für eine bequeme Übersicht werden die besprochenen Unterschiede der drei Farbentypen nachstehend tabellarisch zusammengefaßt.

TAB. 2. UNTERSCHIEDE DER DREI FARBENTYPEN

L a r v e

Bezeichnung des Farbentypus	Allgemeine Farbe	Farbe der Ventralfläche des Thorax	3. Antennenglied	Kiefer und Krallen	
				Spitze	Basaler Teil
orange gelbbraun umbrabraun	gelborange gelbbraun umbrabraun	dunkel orange dunkelgelbbraun fast schwarz	dunkel orange dunkelgelbbraun schwarz oder fast schwarz	schwarz schwarz schwarz	rotbraun rotbraun schwarz

P u p p e

I m a g o

Bezeichnung des Farbentypus	Allgem. Farbe	Farbe der Ränder der Segmentflügel	Farbe der Dorsalseite	Farbe der Ventralseite des Abdomens u.d. Extrem.	Farbe des Tergits des 5. u. 6. Abd. segm.
orange gelbbraun umbrabraun	hell gelborange hell gelbbraun hell graubraun	schokoladenbraun schokoladenbraun schwarz	braunschwarz braunschwarz kohlschwarz	rotbraun rotbraun kohlschwarz	rotbraun rotbraun fast schwarz

Im Jahre 1923 veröffentlichte ARENDSSEN HEIN, (4), S. 124-126, die vorläufigen Resultate der Kreuzungen zwischen den oben beschriebenen Pigmentierungstypen. Er führte in dieser Veröffentlichung nur die in der F_2 auftretenden Zahlenverhältnisse an, während er die ausführlichen Daten für eine mehr speziell genetische Arbeit reservierte. Dieses Vorhaben hat er nicht ausführen können; in dem in der Einleitung (s. S. 4) erwähnten Konzeptmanuskript sind die Resultate der einzelnen Kreuzungen zusammengefaßt. Daraus und aus seinen nachgelassenen Versuchsprotokollen entnehme ich mehrere Einzelheiten, welche durch eigene Beobachtungen ergänzt werden. Da die Unterschiede zwischen den drei Farbentypen am deutlichsten an den Larven wahrzunehmen sind, liegt es nahe die an den Larven festgestellten Spaltungen zuerst zu besprechen. Anschließend daran werde ich, soweit möglich, dieselben Spaltungen, an Puppen und Imagines beobachtet, behandeln. Der Reihe nach werden die Kreuzungen besprochen werden zwischen:

- orangem- und gelbbraunem Typus.
- gelbbraunem und umbrabraunem Typus.
- orangem und umbrabraunem Typus.

§ 3. *Kreuzungsergebnisse*

a. Die Kreuzungen zwischen orangem und gelbbraunem Typus

Bei der Beschreibung der Farbentypen wurde schon darauf hingewiesen, daß die Käfer des orange- und des gelbbraunen Typus phänotypisch keine Unterschiede aufweisen. Auch die Unterschiede zwischen den Puppen dieser beiden Farbentypen sind äußerst gering (s. S. 27 und 28). Aus diesem Grunde konnte bei den obengenannten Kreuzungen die Spaltung in der F_2 nur an den Larven festgestellt werden.

Der orange Typus dominiert unvollkommen über den gelbbraunen. ARENSEN HEIN erwähnte dieses schon im Jahre 1923 (4), S. 124. Es zeigte sich mir, daß die Bastardlarven, in Masse mit den beiden Elternformen verglichen, etwas dunkler gefärbt und etwas mehr braun sind als die rein-orangen Larven, jedoch bedeutend heller und viel weniger braun als die Larven der gelbbraunen Elternform. Auch zeigen die Abdominalsegmente 8 und 9 an ihrer Dorsalseite eine viel dunklere Farbe als die der rein-orangen Larven. Wenn man jede Larve einzeln beurteilt ist es nicht möglich eine scharfe Scheidung zwischen den orange- und den Bastardlarven zu machen; wohl kann man auf diese Weise rein gelbbraune Larven und Bastarde voneinander unterscheiden. Daß diese Scheidung wohl scharf ist, jene nicht, beweist folgendes Experiment:

In der F_2 einer Kreuzung zwischen dem orange und dem gelbbraunen Typus wurden die Larven in orange + Bastarde einerseits und rein gelbbraune andererseits geschieden. Beide Gruppen wurden getrennt aufgezogen. Die erste Gruppe, orange + Bastarde, wurde nochmals genau kontrolliert und alle Larven, welche nicht rein-orange aus sahen, wurden entfernt. So blieb schließlich eine Anzahl anscheinend rein-orange Larven übrig; die Käfer derselben wurden untereinander gepaart und erzeugten eine Nachkommenschaft, die aus 244 Larven bestand. Wider alles Erwarten befanden sich unter diesen noch 11 ausgesprochen gelbbraune Larven.

Die Käfer der gelbbraunen Larven, welche in der F_2 isoliert waren, wurden gleichfalls untereinander gepaart; die 160 Nachkommen derselben waren als Larven alle rein gelbbraun. Dieses Beispiel könnte um viele andere vermehrt werden.

Ein derartiges Resultat lehrt wohl, daß es verlorene Mühe wäre zu versuchen in der F_2 die beiden Elternformen und ihre Bastarde als drei Gruppen zu unterscheiden. Daher werden bei der Zusammenfassung der Kreuzungsergebnisse immer die gelbbraunen Larven den orangen + Bastarden gegenübergestellt.

In Tab. 3 ¹⁾ sind die Resultate der F_2 -Analysen zusammengefaßt.

TAB. 3. F_2 DER KREUZUNGEN ORANGE \times GELBBRAUN

Versuchs- nummer	Elternformen	F_2 -Larven		
		orange + intermed.	gelb- braun	Gesamt- zahl
*Kr 15	♀ gelbbraun \times ♂ orange	114	41	155
*Kr 26	" " " " "	15	3	18
*Kr 28	" " " " "	94	26	120
*Kr 30	" " " " "	74	15	89
Kr 140	" " " " "	76	30	106
*TL	" " " " "	112	30	142
*Bl. 162	" " " " "	91	25	116
*Bl. 165	" " " " "	24	9	33
*Bl. 217	" " " " "	95	44	139
*Bl. 220Dp	" " " " "	72	21	93
*Bl. 246	" " " " "	351	82	433
*Kr 8	♀ orange \times ♂ gelbbraun	352	119	471
*Kr 16	" " " " "	59	14	73
*Kr 27	" " " " "	20	8	28
*Kr 29	" " " " "	134	24	158
*Kr 73	" " " " "	44	17	61
*Kr 80	" " " " "	122	48	170
*Bl. 159	" " " " "	5	3	8
*Bl. 168	" " " " "	47	14	61
*Bl. 257	" " " " "	112	32	144
Summe		2013	605	2618
Theor. 3 : 1 berechnet für n = 2618		1963,5	654,5	

$$m = 22,15 \text{ D/m} \approx 2,23$$

Aus diesen Angaben geht zur Genüge hervor, daß der Unterschied in erblicher Zusammensetzung zwischen dem orange- und dem gelbbraunen Typus von einem einzigen Erbfaktor bedingt wird.

Auch die Rückkreuzungen, deren Ergebnisse in Tab. 4 zusammengefaßt sind, weisen auf eine monofaktorielle Spaltung hin.

Für die Symbolen, welche man auf Grund dieser Spaltungen annehmen kann, muß ich auf S. 42 verweisen.

b. Die Kreuzungen zwischen dem gelbbraunen und dem umbrabraunen Typus
Bei der allgemeinen Beschreibung der verschiedenen Pigmentie-

¹⁾ In dieser und in allen folgenden Tabellen sind die aus ARFENDSEN HEINS Versuchsprotokollen entnommenen Angaben mit einem * bezeichnet.

TAB. 4. RÜCKKREUZUNGEN (ORANGE \sim GELBBRAUN) \sim GELBBRAUN

Versuchsnummer	Larven		
	gelbbraun	intermed.	Gesamtzahl
*Kr 17	34	36	70
*Kr 18	26	32	58
Kr 184	51	50	101
Kr 185	50	52	102
Summe	161	170	331
Theor. 1 : 1 für n = 331	165,5	165,5	m = 9,10
			D/m = 0,49

rungstypen wurde bereits bemerkt, daß, wenn man ausschließlich nach der Farbe urteilt, der Unterschied zwischen gelbbrauner und umbrabrauner Larve nicht groß ist, wenn man wenigstens jedes Individuum einzeln betrachtet. Bei Vergleichung in Masse fällt der Unterschied zwischen gelbbraunen und umbrabraunen Larven sofort auf (s. S. 26).

Aus den Kreuzungen ergibt sich, daß die dunkle Farbe des umbrabraunen Typus vollkommen dominiert. Die Bastardlarven sind ebenso dunkel oder oft sogar dunkler als die der umbrabraunen Elternform.

Hinsichtlich der auf S. 26 erwähnten Merkmale von Kiefern, Krallen und Antennen ist der Bastard intermediär. ARENSEN HEIN teilte diese Tatsachen schon im Jahre 1923 mit (4), S. 124 und S. 132; ich habe sie vollkommen bestätigen können. Dieser Umstand macht es unmöglich in der F_2 einer Kreuzung, wo man die Larven vom Typus der beiden Elternformen und Bastarde in einer Mischung beisammen hat, die drei Formen voneinander zu unterscheiden, wenn man dabei wenigstens ausschließlich nach der Farbe urteilt. Mit Hilfe obengenannter Merkmale der Kiefer und Krallen ist die F_2 -Analyse auch bei der Larve möglich (s. S. 26). Die Bastardpuppe wurde von ARENSEN HEIN nicht beschrieben. Es fiel mir auf, daß auch im Puppenstadium der umbrabraune Typus mehr oder weniger dominiert. Die allgemeine Farbe aber ist am besten als intermediär zu bezeichnen. Der für die melanistische Elternform typische graue Ton

ist deutlich vorhanden. Die Querbänder heben sich bei dem Bastard deutlicher ab als sogar bei der Puppe der melanistischen Elternform.

Was die Farbe am Rande der lateralen Segmentverbreiterungen betrifft, ist der Bastard rein intermediär, an diesem Merkmal kann man die Bastardpuppe am bequemsten von derjenigen der melanistischen Elternform unterscheiden; es ist mir aber bisher nicht gelungen, eine scharfe Scheidung zwischen Bastardpuppen und gelbbraunen Puppen vorzunehmen.

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint es, als ob der Bastardkäfer nicht von der melanistischen Elternform zu unterscheiden wäre. An der Dorsalseite zeigt er eine schwarze Farbe, die sich fast nicht von der für den melanistischen Käfer so typischen tiefschwarzen Farbe unterscheidet. Gegen einen schwarzen Hintergrund spielt die Farbe des Bastardkäfers zwar ein wenig ins Rötliche, aber dieser Unterschied von dem melanistischen Käfer ist zu gering um als Unterscheidungsmerkmal dienen zu können. Man darf also mit Recht von einer Dominanz des melanistischen Käfertypus reden.

Eine genaue Betrachtung lehrt aber, daß einige charakteristische Unterschiede zwischen dem melanistischen Käfer und dem Bastard bestehen, welche eine vollkommen scharfe Scheidung zwischen diesen beiden Formen ermöglichen. Hierdurch kann man in der F_2 einer Kreuzung die beiden Elternformen und ihre Bastarde als drei Gruppen nebeneinander stellen.

Die betreffenden Unterschiede sind folgende. Wie auf S. 28 schon bemerkt wurde, zeigen sowohl die Käfer des orangen als die des gelbbraunen Typus eine deutliche rotbraune Farbe an ihrer Ventralseite und in ihren Extremitäten. Diese Körperteile sind dagegen bei der melanistischen Form tiefschwarz. Es ergibt sich nun, daß der Bastard zwischen melanistischen und nicht-melanistischen Käfern (zu den letzteren werden sowohl die Käfer der orangen Larven als die der gelbbraunen Larve gerechnet) an den distalen Rändern der Sternite der Abdominalsegmente eine Spur rotbraun enthält; auch weisen die distalen Glieder der Extremitäten eine deutliche rotbraune Färbung auf.

Ein Merkmal, das ARENDSSEN HEIN nicht beachtet hat, das aber wie ich feststellen konnte, für die Unterscheidung der Bastardkäfer von ihrer melanistischen Elternform von großer Wichtigkeit ist, liegt in der Farbe am distalen Rande des Tergits des 7. und 8. Abdominal-

segmentes. Diese Farbe ist, wie auf S. 29 bemerkt wurde, bei dem melanistischen Käfer dunkel kaffeebraun oder fast schwarz, während sie bei dem nicht-melanistischen Käfer rotbraun ist. Bei dem Bastardkäfer dagegen zeigt dieser distale Rand der Tergite des 7. und 8. Abdominalsegmentes eine intermediäre Farbe, worin der rotbraune Ton, der der melanistischen Elternform gänzlich abgeht, deutlich wahrnehmbar ist.

Auch die Farbenabstufungen, die der junge Bastardkäfer während seines Ausfärbungsprozesses durchläuft, sind anders als bei dem melanistischen Käfer. Letzterer durchläuft bei seiner Ausfärbung nie ein Stadium, in welchem der ganze Käfer gleichmäßig orangebraun gefärbt ist (s. S. 29). Der Bastardkäfer durchläuft dieses Stadium wohl, obwohl diese Farbe hier im Gegensatz zu dem braunschwarzen Käfer doch deutlich einen Stich ins Graue zeigt.

All diese Merkmale ermöglichen in der F_2 einer Kreuzung eine Unterscheidung zwischen dem Bastard und seinen beiden Elternformen.

Untenstehende Tab. 5 gibt in Kürze den Phaenotypus des Bastards zwischen dem gelbbraunen und dem umbrabraunen Typus, bzw. als Larve, Puppe und Imago an.

TAB. 5. F_1 -INDIVIDUUM DER KREUZUNG GELBBRAUN \times UMBRA-BRAUN, BEOBACHTET ALS:

Larve	Puppe	Imago
Farbe wie die der umbrabraunen Form oder dunkler. Kiefer, Antennen und Krallen intermediär.	Intermediär, Quer-bänder sich stärker abhebend als bei den Eltern.	Fast wie die der melanistischen Elternform. Am distalen Teil von Abdomen und Extremitäten eine Spur rotbraun.

Zweifellos läßt sich die Analyse der F_2 am bequemsten an den Käfern vornehmen, aber dennoch ist die Spaltung auch sehr gut an den F_2 -Larven festzustellen, falls man die Farbe der Kiefer und Krallen zur Richtschnur nimmt.

Das Ergebnis einer derartigen in ARENDSSEN HEINS nachgelassenen Versuchsprotokollen vorkommenden Analyse war:

8 Larven mit Kiefern und Krallen, die nur an der Spitze kohlschwarz waren; der basale Teil der Kiefer und Krallen war rotbraun.

37 Larven mit Kiefern und Krallen, die an der Spitze kohlschwarz, im basalen Teil dunkel rotbraun waren.

14 Larven mit ganz kohlschwarzen Kiefern und Krallen.

Die drei Larvengruppen wurden getrennt aufgezogen. Die oben genannten 8 Larven ergaben 7 Käfer, die alle zum nicht-melanistischen Typus gehörten, d. h. ihre Farbe war braunschwarz. Die 37 Larven mit Kiefern und Krallen, die an der Spitze kohlschwarz, im basalen Teil dunkel rotbraun waren, ergaben 35 Käfer, die dem auf S. 29 und 30 beschriebenen Bastardtypus angehörten.

Die 14 Larven mit ganz kohlschwarzen Kiefern und Krallen ergaben 13 rein melanistische Käfer.

Bei meinen eigenen Untersuchungen kam ich zu entsprechenden Resultaten. Gefunden wurde 55 Larven mit ganz schwarzen Kiefern und Krallen, und 129 Larven mit nur an der Spitze schwarzen Kiefern und Krallen.

Die Larven, welche Kiefer und Krallen hatten die an der Spitze kohlschwarz, im basalen Teil rotbraun waren, zeigten alle eine bedeutend hellere Farbe als die andern Larven. Die Käfer von jeder

TAB. 6. F_2 DER KREUZUNGEN GELBBRAUN \times UMBRABRAUN

Versuchsnummer	F_2 -Käfer				
	melanistisch	intermediär	melan. + intermed.	braunschwarz	Gesamtzahl
*BL 81	9	26	35	15	50
*BL 82	13	20	33	17	50
*BL 83	12	31	43	7	50
*BL $\frac{81}{84}$ Bt	25	49	74	24	98
*BL 114	8	33	41	16	57
Summe	67	159	226	79	305
			228,75	76,25	
Theor. 3 : 1 für n = 305			m = 7,56	D/m = 0,36	

dieser drei Larvengruppen waren zu der Zeit, wo das Manuskript in Druck gegeben wurde, noch nicht ausgeschlüpft.

Oben wurde schon bemerkt, daß die Spaltung in der F_2 an den Käfern ohne große Mühe festzustellen war.

Tab. 6 gibt eine Übersicht der in der F_2 auftretenden Zahlenverhältnisse.

Einige Rückkreuzungen zwischen F_1 -Individuen der obenbesprochenen Kreuzungen und der rezessiven Elternform (des gelbbraunen Typus also) wurden vorgenommen. Das hierbei auftretende 1 : 1 Verhältnis (s. Tab. 7) entspricht völlig den Schlüssen welche man aus Tab. 6 ziehen kann.

TAB. 7. RÜCKKREUZUNGEN (GELBBRAUN \times UMBRABRAUN) \times GELBBRAUN

Versuchsnummer	Käfer		
	braunschwarz	intermediär	Gesamtzahl
*BL 84	19	27	46
*BL 86	36	28	64
Summe	55	55	110
Theor. 1 : 1 für n = 110	}	55	55

Aus diesen Angaben geht jedenfalls hervor, daß der Unterschied in erblicher Zusammensetzung zwischen dem melanistischen und dem nicht-melanistischen Käfer des gelbbraunen Typus von einem Erbfaktor bedingt wird. Die Frage, ob man diesem Erbfaktor eine pleiotrope Wirkung zuschreiben darf, d.h. ob man ihn auch für den genotypischen Unterschied zwischen dem umbrabraunen und dem gelbbraunen Larventypus verantwortlich machen darf, wird bei der Besprechung der Kreuzungsergebnisse zwischen orange und umbrabraun behandelt werden. Schließlich sei hier noch bemerkt, daß das erbliche Verhalten des Melanismus bei *Tenebrio molitor* eine völlige Übereinstimmung zeigt mit dem von BOWATER (17) und GOLDSCHMIDT (34) bei Schmetterlingen analysierten.

c. Kreuzungen zwischen dem orangen und dem umbrabraunen Typus

In Bezug auf die Körperfarbe der F_1 -Larven teilt ARENDSSEN HEIN folgendes mit (1, S. 124): „Bei den Bastardlarven prädominiert die OR-Farbe mehr oder weniger“. Diese Mitteilung ist m.E. vollkommen richtig; die Farbe der Bastardlarve weicht so wenig von der des orange Typus ab, daß man auf Grund dieses geringen Unterschiedes keine scharfe Scheidung zwischen diesen zwei Formen vornehmen kann. Ein Unterschied liegt vor in der Farbe des 8. und 9. Abdominalsegmentes, die bei dem Bastard sehr dunkel, manchmal fast schwarz sind. Daher darf man hier mit Recht von fast vollkommener Dominanz des orangen Typus reden.

In Bezug auf die auf S. 26 genannten Merkmale von Kiefern, Kralen und Antennen ist der Bastard intermediär. Weil die Bastardlarven schwer von den rein orangen Larven zu unterscheiden sind (man vgl. auch S. 31) werden bei der Analyse der F_2 die rein orangen Larven und die Bastarde zusammengekommen und als Gruppe den umbrabraunen Larven gegenübergestellt. Diese Scheidung ist scharf durchzuführen.

Die Bastardpuppe, Pl. I 4, weist kaum Unterschiede von der orangen Puppe auf. Die allgemeine Farbe ist fast dieselbe als bei dieser, nur daß die Querbänder sich bei dem Bastard etwas mehr abheben. Die Ränder der lateralen Segmentverbreiterungen und die Spitzen der Stacheln auf dem 9. Abdominalsegment sind schokoladenbraun, ebenso wie bei der orange Puppe. Sowohl durch ihre allgemeine Farbe als durch die Farbe der Ränder der lateralen Segmentverbreiterungen ist die Bastardpuppe scharf von der umbrabraunen zu unterscheiden.

Die in diesen Kreuzungen auftretenden Bastardkäfer weichen in keiner Hinsicht von denjenigen aus den Kreuzungen zwischen dem gelbbraunen und dem umbrabraunen Typus ab. Für die Beschreibung dieses Bastards kann also auf das dort Mitgeteilte (S. 34) verwiesen werden.

Für eine bequemere Übersicht ist in Tab. 8. die äußere Erscheinung des, bzw. als Larve, Puppe und Imago beobachteten Bastards, kurz angegeben.

TAB. 8. F_1 -INDIVIDUUM DER KREUZUNG ORANGE \sim UMBRABRAUN ALS:

Larve	Puppe	Imago
Farbe: Nahezu dieselbe wie die der orangen Form. Kiefer, Krallen und Antennen intermediär.	Wie die orange Puppe.	Fast wie der melanistische Elterntypus. Eine Spur rotbraun am distalen Teil von Abdomen und Extremitäten.

Eine große Anzahl Kreuzungen zwischen dem orangen und dem umbrabraunen Typus wurden in den Jahren 1920—1925 von ARENSEN HEIN vorgenommen.

Tab. 9 gibt eine Zusammenfassung der Resultate, die zum Teil aus den von ARENSEN HEIN nachgelassenen Versuchsprotokollen, zum Teil auch von den nachher von mir vorgenommenen Kreuzungen herrihren.

Die F_2 -Spaltungen wurden sowohl an den Larven als an den Imagines beobachtet; in beiden Fällen muß man auf eine einfache monohybride Spaltung schließen. In dieser Tabelle sind von den Käfern die Melanisten + die Bastarde zusammengenommen und den braunschwarzen Käfern gegenübergestellt. Ich habe dies getan, weil sich aus Experimenten wie auf S. 31, ergeben hat, daß die Scheidung zwischen Melanisten und Bastarden nicht vollkommen scharf durchzuführen ist.

Tab. 10 gibt die Zusammensetzung der Rückkreuzungs- F_2 an; die darin auftretende 1 : 1 Spaltung entspricht vollkommen den aus Tab. 9 gezogenen Schlußfolgerungen.

Im Vergleich mit den in Tab. 3 S. 32 und Tab. 6, S. 36 zusammengefaßten Resultaten, zeigt die Spaltung in der F_2 der Kreuzung orange \sim umbrabraun eine weniger genaue Übereinstimmung mit dem theoretischen 3 : 1 Verhältnis. Obgleich D/m hier < 3 ist, fällt es doch auf, daß sich bei der an den F_2 -Käfern festgestellten Spaltung, zu wenig melanistische Käfer finden.

TAB. 9. F₂-GENERATIONEN DER KREUZUNG ORANGE ♀ UMBRABRAUN

Versuchs- nummer	Typus der Eltern	F ₂ -Larven			F ₂ -Käfer				
		orange + Pastarde	umbrab braun	Gesamt- zahl	Melanisten	Pastarde	Mel. + Pastarde	braun schwarz	Gesamt- zahl
*BL 129	♀orange × ♂ umbrabraun	72	18	90	15	39	54	33	87
*BL 129 Dp	" " "	91	51	142	22	48	70	15	85
*BL 130	" " "	98	36	134	32	58	90	18	108
*BL 130 Dp	" " "	163	43	206	28	94	122	23	145
*BL 146	" " "	23	13	36	9	15	24	7	31
*BL 146 Dp	" " "	56	17	73	15	32	47	14	61
*BL 166 Dp	" " "	83	26	109	15	42	57	23	80
*BL 180	" " "	106	28	134	14	36	50	39	89
*Kr 33	" " "	140	49	189	34	50	84	27	111
Kr 176	" " "	177	60	237	—	—	—	—	—
*BL 125	♀ umbrabraun × ♂ orange	59	21	80	19	30	49	22	71
*BL 125 Dp	" " "	72	27	99	17	31	48	17	65
*BL 126	" " "	85	22	107	16	46	62	25	87
*BL 126 Dp	" " "	92	51	143	26	49	75	11	86
*BL 127	" " "	96	24	120	14	37	51	42	93
*BL 155	" " "	52	15	67	12	32	44	10	54
*BL 155 Dp	" " "	102	30	132	15	42	57	15	72
*BL 157	" " "	79	37	116	27	32	59	25	84
*BL 161	" " "	56	18	74	10	34	44	29	73
*BL 163	" " "	69	26	95	18	38	56	14	70
*Kr 32	" " "	25	5	30	3	14	17	8	25
Kr 156	" " "	51	14	65	—	—	—	—	—
Kr 179	" " "	462	138	600	—	—	—	—	—
Summe		2409	769	3078	361	799	1160	417	1577
Theor. 3.1		2308,5	769,5				1182,5	394,25	
		m = 24	Dm = 0,02				m = 17,17	Dm = 1,32	

TAB. 10. RÜCKKREUZUNGEN (ORANGE \sim UMBRABRAUN) \sim ORANGE

Versuchsnummer	Farbe der Käfer		
	braun-schwarz	intermediär	Gesamtzahl
*BL 131A	19	18	37
*BL 131 ^C Dp	13	19	32
*BL 133	44	27	71
*BL 172	19	14	33
*BL 187	33	23	56
*BL 188	16	14	30
*BL 193	22	18	40
*BL 194	19	15	34
*BL 210	13	21	34
*BL 295	46	45	91
*BL 296	21	25	46
Summe	265	239	504
Theor. 1 : 1 für n = 504	} 252 m = 11.22	252 D/m = 1,16	

Ohne diesen Defizit an melanistischen Käfern eine allzugroße Bedeutung beizulegen, ist es doch von Wichtigkeit, auf die mögliche Ursache hinzuweisen.

Die melanistischen Formen entwickeln sich im allgemeinen viel langsamer als die rein orangen Formen oder ihre Bastarde. Dieser Unterschied ist sehr auffallend, wenn man gleichaltrige Larven dieser drei Typen miteinander vergleicht; immer sind die melanistischen Larven kleiner und rückständiger als die obengenannten beiden andern Larventypen.

Diese langsamere Entwicklung der Melanisten zeigt sich auch, wenn man die prozentische Zusammensetzung der ausgeschlüpften F_2 -Käfer in verschiedenen Stadien der Schlüpfungsperiode beobachtet. (s. ARENDSSEN HEIN (4), S. 124—126). Es stellt sich dann heraus, daß in der ersten Hälfte dieser Periode nur wenig melanistische Käfer aus-schlüpfen; weitaus der größte Teil (gut $\frac{2}{3}$ der Gesamtzahl) schlüpft während der letzten Hälfte dieser Periode aus. Die nicht-melanistischen Käfer dagegen schlüpfen zum größten Teil während der ersten Hälfte der Schlüpfungsperiode aus.

Weiter muß folgendes berücksichtigt werden. In jeder Kultur kommen Larven vor, deren Verpuppung stark verspätet ist. Es ist gewöhnlich nicht möglich, die Puppen solcher Larven abzuwarten; daher sind die Imagines, welche aus diesen Larven hervorgegangen sein würden, nicht in Tab. 9 und 10 aufgenommen. Im Durchschnitt bilden diese Spätlinge 3,7 % der Gesamtzahl der Larven. Infolge der langsameren Entwicklung der Melanisten ist es zu erwarten, daß unter diesen Nachzüglern eine große Anzahl Melanisten vorkommen werden, deren Käfer nicht verzeichnet werden, sodaß man eine geringere Anzahl melanistischer Käfer erhält, als man mit Rücksicht auf die Zahl der umbrabraunen Larven erwarten könnte.

Werden diese Umstände berücksichtigt, so wird die Zahl der fehlenden melanistischen Käfer vermindert und ist die Übereinstimmung zwischen den ermittelten und den theoretischen Zahlenverhältnissen eine bessere. Auch würde eine eventuelle größere Sterblichkeit unter den Melanisten das Defizit erklären können.

Jede von den drei nach der diallelen Methode möglichen Kreuzungen zwischen den drei Pigmentierungstypen ergab folglich in der F_2 eine 3 : 1 Spaltung, ein Umstand, der nur durch die Annahme eines Systems tripler Allelomorphen zu erklären ist.

Die erbliche Zusammensetzung des orangen Typus bezeichne ich mit dem Symbol A , während die gelbbraunen und die umbrabraunen Typen resp. von den Allelomorphen a_1 und a_2 des obengenannten Faktors A bedingt werden.

Homozygotes orange hat also die Formel AA , homozygotes gelbbraun $a_1 a_1$, homozygotes umbrabraun $a_2 a_2$.

Die Reihenfolge der Dominanz ist $A > a_2 > a_1$.

ARENSEN HEIN machte bereits im Jahre 1923 hierauf aufmerksam, 4, S. 125, seine Schlußfolgerungen wurden aber m.E. nicht durch genügende Tatsachen gestützt. Denn, beobachtete er die Spaltung in der F_2 der Kreuzung zwischen dem orangen und dem gelbbraunen Typus nur an den Larven, so wurde die der Kreuzung zwischen dem orangen und dem umbrabraunen Typus sowohl an den Larven als an den Käfern festgestellt, während bei der Kreuzung zwischen dem gelbbraunen und dem umbrabraunen Typus die Analyse der F_2 nur an den Imagines vorgenommen wurde. Wenn nun ARENSEN HEIN in der F_2 von jeder dieser drei Kreuzungen eine 3 : 1 Spaltung findet, so braucht daraus noch durchaus nicht zu folgen, daß diesen drei Pigmen-

tierungstypen ein System tripler Allelomorphe zugrunde liegt, denn damit ist noch nicht bewiesen, daß die Farbe der Larve und die des Käfers beide von dem Vorhandensein oder Fehlen desselben Erbfaktors bedingt werden. Nun ist es aber wohl möglich die F_2 -Analyse der Kreuzung zwischen dem gelbbraunen und dem umbrabraunen Typus mit Hilfe der auf S. 26 erwähnten Merkmale von Kiefern, Krallen und Antennen an den Larven vorzunehmen.

Ähnliches wird bei *Drosophila* u.a. für die „sex-linked“ Flügelmutante „club“ angewandt. Homozygote „club“ Individuen werden durch das Fehlen von zwei Haaren auf der Lateralfäche des Thorax gekennzeichnet. Infolge einer starken fluktuierenden Variabilität haben bei weitem nicht alle Fliegen, welche genotypisch „club“ sind, abnorme Flügel. Immer sind aber auch diese Individuen durch das Fehlen obengenannter Haare als genotypisch „club“ zu erkennen, MORGAN und BRIDGES (51) S. 69. Ein weiteres Beispiel bietet die Mutante „tan“; hier wird die Körperfärbung nach der Antennenfarbe klassifiziert, MORGAN (53), S. 237.

Für *Tenebrio* ließe sich dagegen einwenden, daß die Merkmale von Kiefern, Krallen und Antennen nicht gleicher Art sind als die Farbenmerkmale, welche man bei der Kreuzung zwischen orange und gelbbraun und orange und umbrabraun ins Auge faßt; m.a. W., daß man im ersten Fall nur das erbliche Verhalten des Merkmals „Besitz von Kiefern und Krallen, die nur an der Spitze kohlschwarz sind“, beobachtet, während man in den beiden andern Fällen die genetische Analyse der Körperfärbung vornimmt.

Folgende Beweisführung lehrt, daß diese Annahme nicht richtig ist. Wenn das Merkmal „Besitz von Kiefern und Krallen, die nur an der Spitze kohlschwarz sind“, bedingt wurde von dem Vorhandensein eines besonderen Erbfaktors, welcher unabhängig von dem für die allgemeine Farbe spaltete, so könnte man zu folgender Auffassung kommen.

Gesetzt man nimmt für die Eigenschaft „Kiefer und Krallen an der Spitze kohlschwarz“ einen Erbfaktor Y an, während der Besitz ganz schwarzer Kiefer und Krallen auf dem rezessiven Allelomorph y des obengenannten Erbfaktors beruht. Weiter sei angenommen, daß der orange Larventypus von dem Erbfaktor X bedingt wird. Was betrifft der gelbbraune und der umbrabraune Larventypus — die ja phänotypisch schwer voneinander zu unterscheiden sind, wenn man ausschließlich nach der allgemeinen Farbe urteilt — kann man sich

denken, daß sie auf dem rezessiven Allelomorph x des obengenannten Faktors X beruhen.

In diesem Falle würde sich ergeben daß:

- 1) der Typus mit oranger Körperfarbe und Kiefern und Krallen, die nur an der Spitze kohlschwarz sind mit $XXYY$ zu bezeichnen wäre
- 2) der Typus mit gelbbrauner Körperfarbe und Kiefern und Krallen, die an der Spitze kohlschwarz sind, mit $xxYY$
- 3) der Typus mit umbrabrauner Körperfarbe und ganz kohlschwarzen Kiefern und Krallen mit $xyyy$.

Nach dieser Auffassung müssen die F_1 -Bastarde zwischen dem orangen und dem gelbbraunen Larventypus die genotypische Konstitution $XxYY$ haben. Diese Bastarde sind also nur heterozygot für den Faktor X ; die in der F_2 auftretende 3 : 1 Spaltung wird also dadurch bedingt.

Dagegen hat der F_1 -Bastard zwischen dem gelbbraunen und dem umbrabraunen Typus die erbliche Zusammensetzung XYy . Die Spaltung, welche hier in den F_2 auftritt ist eine Folge der Heterozygotie von Y .

Bis soweit ist die im Obigen ausgeführte Vorstellung völlig mit den experimentell erzielten Resultaten in Einklang zu bringen. Sie demonstriert, daß die obengenannten zwei Kreuzungen nicht gleichwertig zu sein brauchen, insofern auch nicht ohne weiteres die Annahme eines Systems multipler Allelomorphen rechtfertigen.

Wendet man aber die genannte Beweisführung auch auf die Kreuzung zwischen orange und umbrabraun an, also auf eine Kreuzung zwischen zwei Typen, die sowohl in der allgemeinen Körperfarbe als in der Farbe der Kiefer deutliche phänotypische Unterschiede aufweisen, so erheben sich ernstliche Bedenken.

Müßte doch nach obengenannter Auffassung ihre Kreuzung eine dihybride sein.

Wenn X und Y vollkommen unabhängig voneinander spalten, so sind in der F_2 als Neukombinationen $XYyy$ - und $xxYY$ -Individuen zu erwarten, d.h. Larven mit orange Körperfarbe und völlig kohlschwarzen Kiefern und Krallen, resp. Larven mit umbrabrauner Körperfarbe und Kiefern und Krallen, welche nur an der Spitze kohlschwarz sind.

Diese Kombinationen werden niemals angetroffen; inmer haben in der F_2 , wovon hier die Rede ist, alle Larven mit orange Körperfarbe, Kiefer und Krallen, deren Spitzen kohlschwarz sind, während ganz kohlschwarze Kiefer und Krallen sich auf die Individuen beschränken, deren Körperfarbe umbrabraun ist.

Aus dieser Tatsache darf man den Schluß ziehen, daß bei dem orangen und dem umbrabraunen Larventypus die Körperfarbe und die Farbe der Kiefer und Krallen sich immer zusammen vererben. Ob man sich diese Korrelation nun denkt als eine Koppelung zwischen den Faktoren X und Y oder als eine pleiotrope Wirkung von X resp. x , macht praktisch keinen Unterschied. Aber solange es keine näheren Anzeichen für diese Koppelung gibt als die obengenannten Tatsachen, ist diese Annahme unnötig kompliziert und ist es viel einfacher von pleiotroper Wirkung des Erbfaktors für die Körperfarbe zu reden.

Es darf also wohl als feststehend betrachtet werden, daß der Besitz ganz kohlschwarzer Kiefer und Krallen für den umbrabraunen Larventypus charakteristisch ist. Dasselbe gilt für den orange Larventypus hinsichtlich der Kiefer und Krallen, welche nur an der Spitze kohlschwarz sind. Darf man nun für den gelbbraunen Larventypus dasselbe annehmen? Nach Analogie von dem, was für die beiden andern Larventypen festgestellt wurde, liegt es wohl auf der Hand, daß auch bei dem gelbbraunen Larventypus die Farbeneinteilung auf Kiefern und Krallen eine Folge der pleiotropen Wirkung des Erbfaktors ist, welcher auch die Körperfarbe hervorruft. Der sichere Beweis dafür wäre nur zu liefern, wenn es gelänge die F_2 -Analyse der Kreuzung zwischen gelbbraun und umbrabraun nicht nur mit Hilfe der Farbe von Kiefern und Krallen, sondern auch an der allgemeinen Körperfarbe vorzunehmen. Letzteres ist, wegen des geringen phänotypischen Farbunterschiedes zwischen den beiden Elternformen, bisher nicht gelungen.

Ein zweites Verfahren ist, in der F_2 einer Kreuzung zwischen gelbbraun und umbrabraun die 3 Individuengruppen, welche man nach der Kieferfarbe unter den Larven unterscheiden kann, einzeln weiterzuzüchten. Wenn nun diese Scheidung nach der Kieferfarbe richtig ist, so dürfen die Individuen, welche man nach diesem Merkmal als gelbbraun klassifiziert nur gelbbraune Nachkommen erzeugen. Die Versuche, welche in dieser Richtung angestellt worden sind, sind jetzt noch nicht weit genug vorgeschritten, um daraus Schlüsse ziehen zu

können. Bis dahin muß dieser Punkt also unentschieden bleiben. Die Kreuzungsergebnisse zeugen also für die Annahme einer pleiotropen Wirkung. Es erhob sich nun die Frage, ob auch morphologische Daten vorliegen, die diese Annahme rechtfertigen.

Beobachtet man bei jedem der drei Farbentypen die Ausfärbung der Kiefer und Krallen nach einer Häutung, so ergibt sich ein einfacher Zusammenhang zwischen der allgemeinen Körpertarbe der Larve und der Farbe von Kiefern und Krallen. Bei jeder der drei Formen sind die äußersten Spitzen der Kiefer und Krallen gleich nach der Häutung schon kohlschwarz. Während des Ausfärbungsprozesses der Larve durchläuft der basale Teil von Kiefern und Krallen bei der umbrabraunen Larve verschiedene Abstufungen von graubraun und ist schließlich kohlschwarz. Bei der gelbbraunen und orangen Larve durchlaufen diese Teile verschiedene Abstufungen von rotbraun und erreichen schließlich ihre endgültige rotbraune Farbe. Daraus darf man m.E. folgern, daß die Farbe der Kiefer und Krallen bedingt wird von einer lokal starken Anhäufung desselben Pigmentes, das auch im übrigen Teil des Integumentes die Farbe hervorruft. Infolge der starken Chitinentwicklung ist eine intensivere Anhäufung des Pigmentes sehr gut denkbar, ohne daß man sich hierbei wie TOWER, (76) S. 34 vorzustellen braucht, daß Chitinbildung und Pigmentabsetzung als Teile desselben Prozesses vollkommen parallel miteinander verlaufen. Der Farbenunterschied der Kiefer und Krallen bei der umbrabraunen und bei der orange und der gelbbraunen Form wird also nur herbeigeführt durch das Vermögen ihrer Pigmente, mehr oder weniger stark zu färben. Daß zwischen den ganz kohlschwarzen Kiefern und Krallen der umbrabraunen Larve und den nur an der Spitze kohlschwarzen Kiefern kein wesentlicher Unterschied besteht, geht aus der Tatsache hervor, daß die basalen Teile dieser Organe des erstgenannten Typus bei starkem durchfallendem Licht dieselbe graubraune Farbe zeigen als der übrige Teil des Körpers. Infolge dieser Übereinstimmung kann man sich sehr gut denken, daß die allgemeine Farbe des Tieres und die Farbe der Kiefer und Krallen von dem Vorhandensein desselben Erbfaktors bedingt werden. Es liegt aber keineswegs in meiner Absicht zu behaupten, daß man ausschließlich aus einer derartigen morphologischen Übereinstimmung auf eine pleiotrope Wirkung eines Erbfaktors schließen dürfte; im Gegenteil, eine solche Schlußfolgerung darf nur auf Grund von Kreuzungsergebnissen gezogen werden.

Im Vorhergehenden war die Rede von verschiedenen an der Larve wahrnehmbaren Merkmalen u.z.w. von der Körpertarbe und der Farbe von Kiefern, Krallen, und Antennen, welche von pleiotroper Wirkung desselben Erbfaktors bedingt wurden. Es erhebt sich nun die Frage — und auf S. 37 wurde schon darauf aufmerksam gemacht — ob bei dem Farbentypus der Larve und bei dem des Käfers auch von einer derartigen pleiotropen Wirkung die Rede ist.

Aus Tab. 6. S. 36 und Tab. 9 S. 40 geht zur Genüge hervor, daß der melanistische Käfertypus als eine einfache Dominante vererbt wird. Gesetzt, die Erbformel für diesen melanistischen Käfertypus ist ZZ , während die für die braunschwarzen Käfer, d.h. sowohl die des orangen Larventypus als die des gelbbraunen Larventypus, zz ist.

Zieht man nun zugleich den Pigmentierungstypus der Larve in Betracht, dann ergibt sich bei Benutzung der auf S. 42 eingeführten Symbolen daß die Form mit oranger Larve und braunschwarzem Käfer die Erbformel $AA\ zz$ hat, die Formel für die Form mit gelbbrauner Larve und braunschwarzem Käfer $a_1a_1\ zz$ ist, während die für die Form mit umbrabrauner Larve und melanistischem Käfer $a_2a_2\ ZZ$ ist.

Nach dieser Auffassung mußten die Kreuzungen orange \sim umbrabraun und gelbbraun \sim umbrabraun den Charakter von dihybriden Kreuzungen haben wenn man die Farbe der Larve und die des Käfers beide in Betracht zieht. Bei vollkommen freier Spaltung der Faktoren A und Z wären dann in der F_2 der Kreuzung orange \sim umbrabraun als Neukombinationen auch $AAZZ$ und a_2a_2zz -Individuen, d. h. Formen resp. mit orange Larve und melanistischem Käfer und mit umbrabrauner Larve und braunschwarzem Käfer zu erwarten.

Diese Kombinationen wurden nicht wahrgenommen, obgleich die drei Gruppen, welche man bei den F_2 -Larven unterscheiden konnte, getrennt aufgezogen wurden und die Ausfärbung der aus jedem dieser drei Larvengruppen hervorgegangenen Käfer genau beobachtet wurde.

Die umbrabraunen F_2 -Larven ergaben immer ausschließlich melanistische Käfer, während aus den intermediären Larven nur Bastardkäfer hervorgingen.

Diese aus den Rückkreuzungs- F_2 hergeleiteten Daten deuten darauf hin, daß der umbrabraune Larventypus und der melanistische Käfertypus zusammen vererbt werden; dasselbe gilt für den orange Larventypus gegenüber dem braunschwarzen Käfertypus. Diese Tatsachen sind im Widerspruch mit GOLDSCHMIDTS Angaben (34) für *Lymantria*

Bastardpuppe. Im Larval- und Pupalstadium tritt also ziemlich vollkommene Dominanz des orangen Typus auf. Betrachtet man nun denselben Bastard im Imaginalstadium, so dominiert gerade der melanistische Typus. Da es sich nun herausgestellt hat, daß Larvenfarbe und Käferfarbe beide von demselben Erbfaktor bedingt werden, darf man im vorliegenden Fall also mit Recht von einem Dominanzwechsel reden.

Es wird hier versucht werden für diese Erscheinung eine Erklärung zu geben, die ein wenig außer dem Rahmen der Faktorentheorie tritt.

Um diese Erklärung geben zu können, ist es notwendig, die Ursachen der Pigmentbildung etwas näher zu betrachten.

Es muß von vornherein festgestellt werden, daß bei *Tenebrio molitor* nur kutikuläre, melaninartige Pigmente vorkommen. Daß die Pigmente kutikulär sind, beweist an erster Stelle die Tatsache, daß die abgestreifte Larvenhaut das ganze Farbmuster zeigt, während die Larve selbst nach einer Häutung weiß ist. PLOTNIKOW (57) konnte an Durchschnitten die kutikuläre Art dieser Pigmente zeigen. TOWER (76), S. 9, gibt an, daß bei Käferlarven ausschließlich kutikuläre Pigmente vorkommen. Daß die hier vorkommenden Pigmente melaninartig sind, beweisen die Untersuchungen GORTNERS (36).

Die allgemein verbreitete Ansicht über die Bildung der melaninartigen Pigmente ist, daß sie durch Oxydation eines Chromogens unter Einfluß eines Ferments entstehen. Für nähere Einzelheiten über diese Chromogen-Ferment-Hypothese muß ich auf Spezialarbeiten verweisen, namentlich auf die von v. FÜRTH und SCHNEIDER (30), BERTRAND (10), BLOCH (12, 13, 14), PRZIBRAM und Mitarbeitern (59, 60, 61, 62), HASEBROEK (40, 41, 42)¹ und VERNE (78).

Das Chromogen, welches bei diesen Pigmentbildungen eine Rolle spielt, scheint mit Tyrosin nahe verwandt zu sein.

GFSSARD (31) wies nach, daß in den von ihm untersuchten melanotischen Tumoren bei Pferden, freies Tyrosin vorkam. Auch aus *Lucilia Caesar* gelang es ihm, kristallisiertes Tyrosin zu gewinnen (32). GORTNER (36) isolierte aus der Larve von *Tenebrio molitor* das Chromogen; es ergab sich, daß dieses, wenn nicht Tyrosin selbst, jedoch ein damit sehr nahe verwandter Stoff war. PRZIBRAM, DEMBOWSKI und LEONORE BRECHER (62) geben an, daß auch in der Haemolymph der Puppe von *Deilephila* freies Tyrosin nachgewiesen werden könne.

SCHMALFUSZ und WERNER (69) isolierten aus den Flügeldecken von

Melolontha vulgaris einen o-Dioxybenzol, welchen Stoff sie für das Chromogen halten.

Andere Untersucher konnten die Pigmentbildung verstärken durch Behandlung ganzer Organismen oder Teile des Integumentes mit Lösungen von Tyrosin und verwandten Stoffen. Von diesen Untersuchern muß an erster Stelle GRÄFIN VON LINDEN (49) genannt werden, der es gelang, bei Raupen und Puppen von *Vanessa urticae* durch Fütterung oder Einspritzung mit Hydrochinon eine dunklere Farbe des Integumentes hervorzurufen.

BANTA und GORTNER (7) konnten die Pigmentierung der Larve von *Spelerpes* durch Behandlung mit einer verdünnten Tyrosin-Lösung verstärken. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wird übrigens von KEITEL, zitiert nach HAECKER (39), auf Grund von Untersuchungen am *Axolotl* angetohten.

BLOCH (13, 14) legte Hautfetzen von Säugetieren in eine Lösung von Dioxyphenylalanin („Dopa“). Alle Teile, wo normalerweise Pigment gebildet wird, wurden schwarz; am stärksten färbten sich diejenigen Teile, welche in natürlichem Zustand am stärksten pigmentiert waren, die anderen Teile verhältnismäßig weniger. HASEBROEK (42) nahm ähnliches wahr bei den Flügeln der Eule *Cymatophara or F. ab. albingensis* WARN.

Über die Herkunft der Chromogene besteht keine Gewißheit; einige Verfasser, v. FURTH (30), HENKE (43), VERNE (78), betrachten sie als Eiweißzerfallstoffe.

Inbetreff der Lokalisation des Chromogens kann für die Insekten wohl als gemeingültige Regel angenommen werden, daß die Farbstufen besonders ihren Sitz in der Haemolympe und im Integument haben. Die Erscheinung der spontanen Melanose der Insektenhaemolympe weist darauf hin. RENGGER (64) war der erste der auf diese Melanose aufmerksam machte; auch FRÉDÉRICQ (26) befaßte sich mit diesem Problem. Die wahre Ursache der Melanose wurde erst im Jahre 1901 von v. FURTH und SCHNEIDER (30) erkannt. Ihre Beobachtungen wurden von verschiedenen spätern Untersuchern bestätigt, DEWITZ (24), PHISALIX (56), ROCQUES (66).

Das Ferment oder die Fermente, unter deren Einfluß die Chromogene zu Melaninen oxydiert werden, bezeichnet man gewöhnlich mit dem allgemeinen Namen Tyrosinasen. Ob man jeder dieser Tyrosinasen eine spezifische Wirkung zuschreiben muß, m. a. W. ob man

in einigen Fällen (Säugetierhaut, Schmetterlingsflügel) von einer speziellen „Dopa-Oxydase“ BLOCH (13, 14), HASEBROEK (41, 42) reden darf, ist eine Frage für sich, welche hier besser unberücksichtigt bleiben kann. GORTNER (36) wies nach, daß auch bei der Larve von *Tenebrio molitor* L. die Pigmentbildung bedingt werde durch die Oxydation eines tyrosinartigen Chromogens unter dem katalytischen Einfluß einer Tyrosinase. Bereits früher hatte BIEDERMANN (11) das Vorhandensein einer Tyrosinase bei der Larve von *Tenebrio molitor* festgestellt. Dieser Verfasser war der Ansicht, daß genannte Tyrosinase im Darminhalt vorkomme; nach GORTNER (36) beruht diese Behauptung auf einer unrichtigen Beobachtung. Seiner Meinung nach kommt nur in der Haemolymph und im Integument Tyrosinase vor. Die Untersuchungen HASEBROEKS (42) haben ergeben, daß in dem Darm von *Cymatophora or* wohl Tyrosinase vorkommt, sodaß obengenannte Angabe BIEDERMANNs doch noch wohl richtig sein kann. Auch SCHMALFUSZ und WERNER (70) fanden in der Haemolymph der Larve von *Tenebrio molitor* L. ein Ferment, das imstande ist, tyrosinartige Stoffe in vitro zu Melanin zu oxydieren.

Verschiedene Verfasser haben folglich für *Tenebrio molitor* das Vorhandensein der zur Pigmentbildung erforderlichen Komponenten nachgewiesen. Pigmentbildung findet nur dann statt wenn diese beiden Komponenten im richtigen Verhältnis anwesend sind und zugleich Sauerstoff und Wasser vorhanden ist. Der Ausdruck „richtiges Verhältnis“ bedeutet, daß bei einer bestimmten Fermentkonzentration eine bestimmte Chromogenkonzentration erforderlich ist, um Maximalpigmentbildung zu erzielen. Bei oberflächlicher Betrachtung ist man geneigt anzunehmen, daß bei konstanter Fermentkonzentration und variabler Chromogenkonzentration die gebildete Pigmentmenge der Chromogenkonzentration proportional sei, d.h. je mehr Chromogen, je mehr Pigment. Diese Auffassung trifft man in der Literatur ziemlich allgemein an. BLOCH und LÖFFLER (15) führen die Bronzefarbe der menschlichen Haut bei der Addison'schen Krankheit zurück auf ein vermehrtes Chromogenangebot infolge des Ausfallens der Nebennierenfunktion. Auch HENKE (43) vertritt die Ansicht, daß zwischen Chromogenmenge und Pigmentmenge ein direkter Zusammenhang besteht. Er schreibt, (43), S. 449:

„Wenn nun durch irgendwelche Ursachen der Chromogengehalt

des Blutes eine erhebliche Steigerung erfährt, so haben wir mit der vorhandenen Chromogenmenge als einem eigenen, die Pigmentmenge bestimmenden Faktor zu rechnen".

Die Experimente von SCHMALFUSZ und WERNER (70, 71) haben jedoch ergeben, daß diese Annahme nicht richtig zu sein braucht. Bei der Einwirkung des Raupenhaemolymphfermentes auf Adrenalin zeigte sich, daß bei konstanter Fermentkonzentration gerade in den schwachen Adrenalinlösungen die stärkste Pigmentbildung auftritt, während diese bei stärkeren Lösungen des Chromogens abnimmt.

Dieses Beispiel lehrt, wie vorsichtig man sein muß mit Ausdrücken wie: „es kann keine Pigmentbildung auftreten, weil zu wenig Chromogen vorhanden ist.“ Hat es sich doch gerade gezeigt, daß eine nicht stattfindende Pigmentbildung herrührt von zu großem Chromogenangebot. Es empfiehlt sich daher, in diesem Zusammenhange den unseitigen Ausdruck „die beiden Komponenten müssen im richtigen Verhältnis zu einander stehen“ zu verwenden.

Sind oben erwähnte Komponenten im richtigen Verhältnis vorhanden, dann kann Pigmentbildung stattfinden. Es erhebt sich nun die Frage: wo findet diese Pigmentbildung statt? Drei Stellen kommen daher in Betracht:

- 1) die Haemolymphe;
- 2) die Hypodermis,
- 3) die Kutikula.

Die Untersuchungen GORTNERS (37a) haben gezeigt, daß vor der Ausfärbung des Käfers *Leptinotarsa decemlineata* SAY. in der Hypodermis viel Chromogen vorhanden ist. Ob das Chromogen gerade an dieser Stelle in Pigment verwandelt wird, konnte bisher noch nicht festgestellt werden. Möglicherweise wird das Chromogen in der Hypodermis nur teilweise oxydiert und als eine noch farblose Farbvorstufe in den äußeren Schichten der Kutikula abgelagert, wo sie weiter zu Melanin oxydiert wird. Der Bildungsprozeß der Kutikula, SCHRÖDER (72) S. 3, und das unvermittelte Auftreten des Pigmentes in den äußeren Schichten derselben, TOWER (76), rechtfertigen m.E. diese Auffassung. Vielleicht darf man die von TOWER, (76), S. 31, in den Porienkanälen der Kutikula wahrgenommenen „zymogen granules“ als farblose Pigmentvorstufen betrachten, welche im Begriff sind von der Hypodermis nach der primären Kutikula zu

Auch für andere Schmetterlingsarten kommt er auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß für das Auftreten von Melanismus nicht der Fermentgehalt, sondern der Chromogengehalt ausschlaggebend ist. Was für *Cymatophora or* und für einige andere Schmetterlinge gilt, braucht darum noch nicht für *Tenebrio molitor* zuzutreffen. Dennoch dürften die dort festgestellten Tatsachen wohl als Anweisungen betrachtet werden, die durch eine nähere Untersuchung noch bestätigt werden müssen.

Auffassung 2) und 3) muß ich völlig außer Betracht lassen, weil mir keine Fälle aus der Literatur bekannt sind, die darauf hinweisen, und mir noch keine eigenen Angaben über den Chromogen- und Fermentgehalt bei *Tenebrio molitor* zur Verfügung stehen.

Nach der 4. Auffassung mußten bei dem einen Typus die Wachstumsvorgänge des Tieres und der Pigmentbildungsprozeß solchermaßen aufeinander eingestellt sein, daß das Integument sich in dem Stadium befindet, in welchem es Pigment aufzunehmen vermag, wenn nur noch die niedrigeren (d.h. hellfarbigen) Oxydationsstufen des Chromogens gebildet sind. Der andere Typus erreicht das Stadium in welchem sein Integument Pigment aufnehmen kann, wenn die höheren (d.h. dunkelfarbig) Oxydationsstufen desselben Chromogens gebildet sind. Die Unterschiede zwischen den Farbentypen werden hervorgerufen durch Verschiedenheiten in der Entwicklungsgeschwindigkeit.

Auffassung Nr 4 ist eine ähnliche als die welche von RIDDLE (65) und von GOLDSCHMIDT (35) entwickelt worden sind. Daß bei den Oxydationen, um welche es sich hier handelt, verschieden gefärbte Zwischenstufen wahrgenommen und bei den Experimenten in vitro sogar isoliert worden sind, das ergibt sich aus den Untersuchungen von MISS ENTEMAN (25) und von BERTRAND (10). Auch die Tatsache, daß Insekten nach einer Häutung einen Ausfärbungsprozeß durchlaufen, in welchem verschiedene Farbenabstufungen auftreten, deutet darauf hin. Dennoch gibt es bei *Tenebrio molitor* keine einzige Andeutung für die Richtigkeit dieser 4. Auffassung; es liegen sogar Tatsachen vor, die m.E. stark dagegen sprechen. Wenn das Pigment des melanistischen Käfers nur eine höhere Oxydationsstufe desjenigen des nicht-melanistischen Käfers darstellte, so müßte der Melanist während der ersten Ausfärbungsstadien dieselben Farbenabstufungen durchlaufen als der nicht-Melanist. Dieses

ist jedoch nicht der Fall. Auf S. 29 sind die Unterschiede in der Ausfärbung zwischen Melanist und nicht-Melanist beschrieben. Diese Unterschiede sind so stark ausgeprägt, daß es nicht möglich ist, zu der Auffassung zu gelangen, daß das melanistische Pigment eine weitere Oxydationsstufe des braunschwarzen Pigmentes darstellt. Auch die Tatsache daß der melanistische Käfer viel schneller ausfärbt als der nicht-melanistische (vgl. S. 29) zeugt dagegen. Müßte doch in diesem Falle gerade der melanistische Käfer viel länger als der nicht-melanistische in einem Stadium verkehren, in welchem das Chitin Pigment aufnehmen kann, d.h. im Ausfärbungsstadium. Deshalb neige ich mehr zu der Ansicht, daß der melanistische Typus sich vom nicht-melanistischen unterscheidet durch den Besitz von Chromogen, das eine stärkere Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Ferment hat.

Der AA Typus (= orange Typus) besitzt mithin ein Chromogen, das unter Einfluß eines Fermentes zum oranges Pigment oxydiert wird. Der a_2a_2 Typus (melanistischer Typus) weist ein anderes Chromogen auf, das mit demselben Ferment ein melanistisches Pigment ergibt. Die Entstehungsweise des Chromogens läßt sich erklären durch die Annahme von Reaktionen, im Sinne GOLDSCHMIDTS katalysiert von den Genen A und a_2 . Für das Ferment ist diese Annahme nicht einmal notwendig. Es ist sehr gut möglich, daß dieses ganz unabhängig von den Faktoren A und a_2 entsteht, z.B. infolge anderer Faktoren, die beide Typen besitzen. In den homozygoten Individuen tritt nur eine der obengenannten Reaktionen auf, u.z. die von den zwei A -Genen resp. den zwei a_2 -Genen katalysierte. Bei dem Bastard Aa_2 verlaufen zwei derartige Reaktionen nebeneinander, nämlich die A -Reaktion und die a_2 Reaktion. Welche sind nun die Erscheinungen, wenn diese zwei Reaktionen gleichzeitig verlaufen? Über diesen Punkt kann man sich zweierlei Vorstellung machen:

1) die beiden Reaktionen beeinflussen einander durchaus nicht, d.h. die A -Reaktion erzeugt ihr orangebildendes Chromogen, die a_2 -Reaktion liefert das melanistische Chromogen, gleichwie in der homozygoten AA oder a_2a_2 -Form.

Die Farbe des Bastardes rührt also her von dem Vorhandensein beider Pigmente. Ob die orange oder ob die schwarze Farbe überwiegt, hängt vom quantitativen Verhältnis ab, in welchem diese zwei Pigmente vorhanden sind. Dieses quantitative Verhältnis wird von zwei Momenten bedingt:

a) die Quantität des produzierten Chromogens,
 b) das Adsorptionsvermögen des Chitins für die beiden Pigmente oder für ihre Vorstufen. Nach dieser Vorstellung ist jeder Grad der Dominanz denkbar.

2) Die beiden Reaktionen beeinflussen einander wohl. Dadurch wird z.B. das von der *A*-Reaktion produzierte Chromogen in mehr oder weniger hohem Grade verhindern, daß das von der *a*₂-Reaktion produzierte Chromogen mit dem Ferment zur Pigmentbildung übergeht. Es wird also in der Hauptsache oranges Pigment gebildet, m.a.W. der orange Typus dominiert. Die Untersuchungen von GORTNER (37) und von SCHMALFUSZ und WERNER (70) beweisen, daß eine solche Beeinflussung des einen Chromogens durch das andere möglich ist. GORTNER (37) gibt an, daß meta-hydroxy-Benzole verhindern, daß Tyrosin oxydiert wird. SCHMALFUSZ und WERNER (70) teilen folgendes mit, S. 304, 305: Das Chromogen D (Dioxyphenylalanin) ergibt bei der Oxydation eine schwarze Farbe; das Chromogen Protocatechusäure

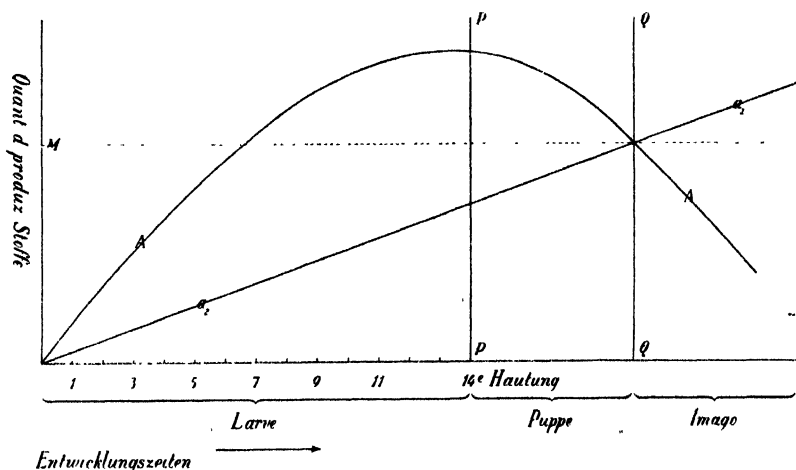


FIG. 9 Kurvenschema zur Verdeutlichung des Dominanzwechsels.

ergibt eine braune Farbe. In einer Mischung dieser beiden Stoffe verhindert die Protocatechusäure die Oxydation von D und tritt ausschließlich das dem erstgenannten Chromogen entsprechende braune Pigment auf. Zwischen einem vollkommen unabhängigen Verlauf der beiden Reaktionen und einer absoluten Unterdrückung einer dieser

Reaktionen sind alle möglichen Übergänge denkbar. Folglich ist auch nach dieser zweiten Auffassung jeder Dominanzgrad möglich. Ich neige am meisten zu der letzten Vorstellung. In dem ganz hypothetischen Schema Fig. 10 habe ich versucht eine Vorstellung zu geben von den Prozessen, die sich im Bastard vollziehen.

Es bleibe dahingestellt, ob man von einer additiven oder von einer alternativen Wirkung der von den Genen A resp. a_2 katalysierten Reaktionen reden darf. Auf die Ordinate sind die angenommenen Quantitäten der produzierten Stoffe abgetragen. Da für Pigmentbildung Chromogen und Ferment erforderlich sind und nach HASTBROEK (42) die Unterschiede zwischen Melanisten und nicht-Melanisten vor allem von dem Chromogengehalt bedingt werden, liegt es nahe die Chromogene als die durch die Reaktionen produzierten Stoffe anzumerken. Auf die Abszisse sind die Entwicklungszeiten abgetragen. Die Länge des Larval-, Pupal- und Imaginalstadiums wird aus technischen Gründen in einem beliebigen Verhältnis genommen.

Berücksichtigt man die im Obigen (S. 38) bereits erwähnte Tatsache daß bei der Bastardlarve und -Puppe der orange Typus, bei dem Bastardkäfer dagegen der melanistische Typus dominiert, dann müssen die von A resp. a_2 katalysierten Reaktionen folgenden Verlauf haben. Während des Larval- und Pupalstadiums überschreitet nur die A -Reaktion das Minimalwirkungsquantum¹⁾, das in Fig. 9 durch die Horizontallinie M bezeichnet ist. Die a_2 -Reaktion dagegen bleibt während dieser beiden Stadien unter dem Minimalwirkungsquantum, das für diese Reaktion bequemlichkeitshalber dem der A -Reaktion gleichgestellt ist. Mit Hilfe dieser Vorstellung läßt sich die vollständige Dominanz des orangen Typus während des Larval- und Pupalstadiums erklären. Der Umschlag in der Dominanz, so daß im Imaginalstadium der melanistische Typus dominiert, muß im Kurvenschema angegeben werden als ein Schnittpunkt zwischen der A - und a_2 -Kurve, wodurch erstere Reaktion unter das Minimalwirkungsquantum sinkt und die a_2 -Reaktion das Übergewicht erlangt. Die genaue Lage dieses Schnittpunktes ist schwer anzugeben. In Fig. 9 ist angenommen daß dieser Schnittpunkt auf der Vertikalen QQ liegt, die den Zeitpunkt angibt, in welchem der Käfer ausschlüpft. Früher liegt dieser Umschlag-

¹⁾ Der Ausdruck Minimalwirkungsquantum bedeutet nicht, daß eine bestimmte Minimalchromogenmenge gebildet sein muß, bevor Pigmentbildung auftreten kann (Vgl. S. 53).

punkt unter keinen Umständen; wahrscheinlich muß man sogar annehmen, daß er in die Ausfärbungsstadien des jungen Käfers fällt.

Wenn die Reaktionen in der in Fig. 9 angegebenen Weise verlaufen, so kann man erwarten, daß Larven, die aus dem Larvalstadium hinausleben, bereits als Larve den Dominanzwechsel aufweisen. Könnte man sich dann doch vorstellen, daß bei gleichbleibendem Verlauf der A - und a_2 -Kurve, der Endpunkt des Larvalstadiums durch eine Vertikallinie rechts vom Schnittpunkt zwischen diesen zwei Kurven angegeben wurde. In diesem Falle würde mithin der Umschlagpunkt noch in das Larvalstadium fallen.

Daß derartige verspätete Larven vorkommen, beweisen die Erscheinungen der Protethelie, z.B. das Vorkommen von Flügelauswuchs, Imaginalaugen, mehrgliedrige Antennen u.a. Es scheint, daß namentlich supra-optimale Temperaturen die Dauer des Larvenstadiums stark verlängern. Für Einzelheiten über diese Erscheinung muß ich auf ARENDSSEN HEIN (2), v. Lengerken (18), und HEM-SINGH-PRUTHI (58) verweisen.

Die wenigen von mir beobachteten prothetelen Bastardlarven, wiesen keine Spur von Dominanzwechsel auf, sowohl während des stark verlängerten Larvalstadiums als im Pupalstadium dominierte immer der orange Typus. Ich habe noch zu wenig derartige Larven beobachtet um daraus zuverlässige Schlüsse ziehen zu können.

Obenstehendes Kurvenschema ist durchaus hypothetisch und dient nur dazu, die Vorstellung zu erleichtern. Die Reaktionen, auf welche dieses Schema sich bezieht, sind jedoch möglicherweise dem Experiment zugänglich. Wenn es gelänge, den Chromogengehalt von AA , Aa_2 und a_2a_2 -Individuen während ihres ganzen Lebenszyklus zu bestimmen — was mit Hilfe der von HASEBROEK (12) gefolgten Methode möglich sein muß — wurde man die im Obigen ausgeführten theoretischen Vorstellungen an die experimentellen Resultate prüfen können.

VIERTES KAPITEL

DER TYPUS MIT V-FÖRMIGER KOPFGRUBE

§ 1. *Einleitung*

Im April 1924 fand ARENSEN HEIN unter den F₂-Käfern einer Kreuzung, welche für die Analyse der Augentfarbe vorgenommen worden war, sieben Käfer, die durch eine eigentümliche warzenartige Chitinwucherung ventro-rostral vom Auge, auffielen. Es zeigte sich, daß mit dieser Wucherung eine tiefe V-förmige Grube im Chitin des Schädels, ungefähr zwischen den Augen, zusammenhing. Diese 7 Käfer wurden untereinander gepaart. Durch einen Unfall starben die Weibchen, ohne Eier gelegt zu haben. Hierauf wurden die Männchen mit normalen Weibchen gepaart und aus der Nachkommenschaft dieser Kreuzung wurde nach einigen Generationen durchgeführter Selektion ein Stamm gewonnen, der für diese merkwürdige Anomalie nahezu einheitlich war. Dieser Stamm befand sich unter dem Material, das mir im Januar 1926 zur Weiterbearbeitung übergeben wurde. Auf S. 75 wird besprochen werden, warum sie für obengenannte Anomalie nicht ganz rein war. ARENSEN HEIN hat in seinen Versuchsprotokollen über diesen Typus nur vereinzelte Notizen nachgelassen, welche im Obigen mitgeteilt wurden. Weil ich mit diesem Typus eingehendere Untersuchungen angestellt habe, halte ich es für notwendig, eine kurze Beschreibung dieser Anomalie voranzustellen.

§ 2. *Kurze Beschreibung des Typus mit V-förmiger Kopfgrube*

a. Der Käfer

Bei genauer Betrachtung des Kopfes von der Dorsalseite zeigt es sich, daß die Struktur des Chitinpanzers sehr abnorm ist. Das Integument ist hier so schwach, daß man ohne jede Mühe mit einer stumpfen

Nadel hindurchstechen kann, was bei einem normalen Käfer nie gelingt. Die Oberfläche des Panzers ist sehr wulstig, hier und da finden

sich Stellen, wo sich nahezu kein verhärtetes Chitin gebildet hat; unregelmäßige Vertiefungen im Panzer deuten diese Stellen an.

Das Ganze macht den Eindruck, als ob das Chitin eingefressen wäre, wie z.B. eine Säure auf eine Marmorplatte einwirkt. Mit dieser Vergleichung soll durchaus nicht gesagt sein, daß die obenbeschriebene Struktur des Panzers die Folge irgendeiner äußeren Einwirkung ist. Es liegt viel näher anzunehmen, daß die

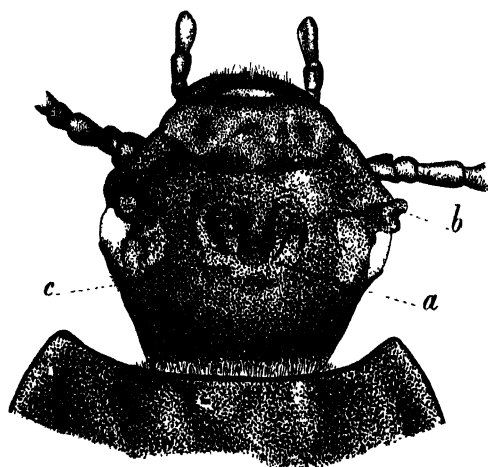


FIG. 10. Dorsalansicht des Kopfes eines ziemlich extremen „V-Grube“-Individuums. $V = 7\frac{1}{2}$.

Chitinabsetzung nicht an allen Stellen gleich stark ist.

Immer findet man eine scharf umrissene mediane, tiefe V-förmige Grube im Chitin des Schädels, ungefähr zwischen den Augen, Fig. 10 a



FIG. 11. Normales (links) und extremes „V-Grube“-Individuum (rechts). Man beachte die Kopfform und die Antennen. $V = 2\frac{1}{2} \times$. SALVERDA phot.

Die Spitze des V liegt ein wenig kaudal vom kaudalen Augenrand; die Spitzen der Beine des V liegen ebenso weit rostral wie der rostrale Augenrand. Fig. 10 und Fig. 11.

Der Boden dieser Grube ist sehr rau und wulstig; er ist gleichsam mit kleinen chitinierten Warzen bedeckt; die Teile zwischen den Warzen sind sehr schwach chitiniert und kaum pigmentiert; dadurch ist der Boden der Grube bedeutend heller gefärbt als der übrige Teil des Schädels, Fig. 11. Diese Grube ist ± 2 mm. lang und $\frac{1}{2}$ mm. breit; bei einiger Übung ist sie also leicht mit unbewaffnetem Auge erkennbar.

Mit dieser Grube geht oft das Vorkommen hornartiger Fortsätze, Fig. 10, *b*, Fig. 12, *b*, auf dem Chitinrand dorsal vom Auge zusammen. Diese Fortsätze bilden in sehr extremen Fällen eine Art Schirmdach, welches das Auge von der Dorsalseite überwölbt. Sehr typisch für diese Anomalie ist weiter das Vorkommen kleiner, goldgelber Härchen auf der Lateral- und Dorsalfläche des Kopfes. Ein fest lokalisiertes Büschel dieser Härchen Fig. 10, *c*, findet man am dorso-kaudalen Augenwinkel. Bei normalen Käfern kommen der gleichen Härchen nicht vor.

Die obenbeschriebene krebsartige Struktur des Chitins findet man auch auf der Lateralfläche des Kopfes. Sie äußert sich dort namentlich in einer starken Reduktion der Backe; dadurch ragt diese nicht wie bei dem normalen Käfer aus dem Profil des Kopfes hervor, sondern

ist ziemlich flach, sodaß nun das Auge aus dem Profil des Kopfes hervorquillt, Fig. 10. Fig. 11.

Ziemlich häufig, obgleich nicht immer, findet sich am kaudalen Backenrand etwa in der Gegend des ventralen Augenrandes oder ein wenig mehr dorsal, eine Vertief-

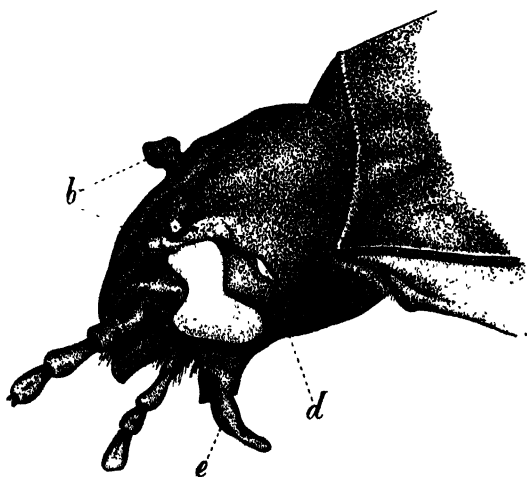


FIG. 12. Dasselbe Individuum wie in Fig. 10, Lateralansicht.

ung im Chitin von gleicher Beschaffenheit als die für den Schädel beschriebene V-förmige Grube, Fig. 12, *d*.

Die Ventralfläche des Kopfes zeigt diese krebbsartige Struktur des Chitins in dem Teile von dem lateralen Rand des Tentoriums an bis etwas kaudal von dem distalen Augenrand. Als sehr auffallende Chitinwucherung in diesem Teil ist ein eigentümlicher warzenartiger Fortsatz, Fig. 12, *e*, zu erwähnen, der gerade am ventralen Augenrand zwischen der ventralen Backenspitze und dem ventralen Ende des Wulstes, welcher sich ventro-rostral vom Auge findet (vgl. Kap. 5.). In seinen Notizen nennt ARENDSSEN HEIN diesen warzenartigen Fortsatz eine ventrale Augenklappe; da er aber nur selten den Charakter einer Klappe hat, möchte ich ihn lieber mit dem neutralen Namen eines ventralen Chitinfortsatzes bezeichnen. Dieser Fortsatz ist nicht aufzufassen als eine lokal starke Chitinbildung, sondern mehr als eine Ausstülpung des ventralen Kopflintegumentes. Dieser Charakter zeigt sich deutlich, wenn man den Fortsatz bei einem jungen, eben ausgeschlüpften Käfer, dessen Chitin noch ganz weich ist, aufpräpariert; es ergibt sich dann, daß er nicht massiv ist, sondern eine deutliche zentrale Höhle besitzt, die mit der Kopfhöhle kommuniziert. Dieser ventrale Chitinfortsatz ist sehr verschieden an Größe, selten ist er kaum wahrnehmbar, bisweilen so groß wie eine kleine Erbse. In extremen Fällen wie der letztgenannte, hat die Wucherung die Form einer Blase, die mit einer viskosen Flüssigkeit gefüllt ist, welche, wenn sie der Luft ausgesetzt wird, zu einer zähen braunen, harzigen Masse austrocknet. Wird diese Blase irgendwie mechanisch beschädigt, so fließt ein Tropfen der zähen Flüssigkeit heraus, dessen Oberfläche zu einer Membran erstarrt. Wenn ein solcher Prozeß sich einige Male wiederholt, kann der Fortsatz sehr groß werden, so groß, daß das ganze Auge dadurch bedeckt und die ganze Antenne darin aufgenommen wird. Daß er bei einer derartig starken Entwicklung den Tieren sehr hinderlich ist, kann nicht wundernehmen. Fast immer weisen die Käfer dieses Typus Antennenmißbildungen auf. Die Antennen sind oft S-förmig gekrümmt, die Glieder sind angeschwollen oder abgeplattet und zeigen eine starke Neigung zur Fusion, während Antennenverzweigungen hier häufig vorkommen, Fig. 11. Mit der Erwähnung obengenannter Einzelheiten ist die Beschreibung dieser merkwürdigen Anomalie noch keineswegs vollständig. Auch die allgemeine Form des Kopfes und des Auges und weiter die Struk-

tur des Auges zeigen noch einige interessante Besonderheiten.

Die eigentümliche Form des Kopfes fällt besonders auf, wenn man diesen von der Seite betrachtet, Fig. 11, Fig. 13.

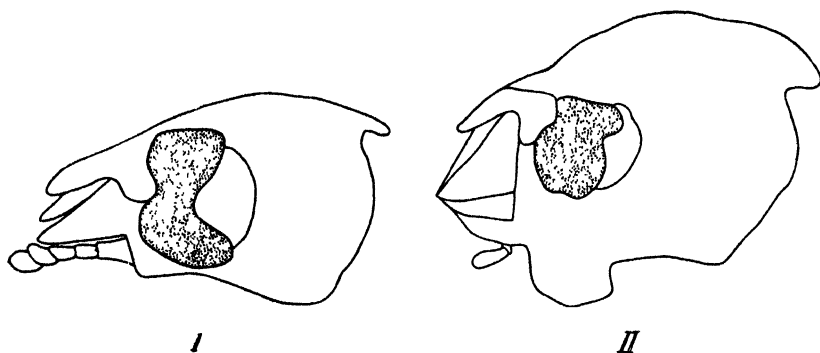


FIG. 13. Umriß des Kopfes eines normalen (I) und eines „V-Grube“ Individuums (II), Lateralansicht. V = 9 \times .

Es ergibt sich, daß die rostro-kaudale Abmessung kleiner ist als bei dem normalen Käfer, während die dorso-ventrale Abmessung größer ist. Kurz gesagt, der Kopf ist kürzer und höher als bei normalen Individuen.

Auch von der Dorsalseite betrachtet, hat der Kopf eine abweichende Form, Fig. 14.

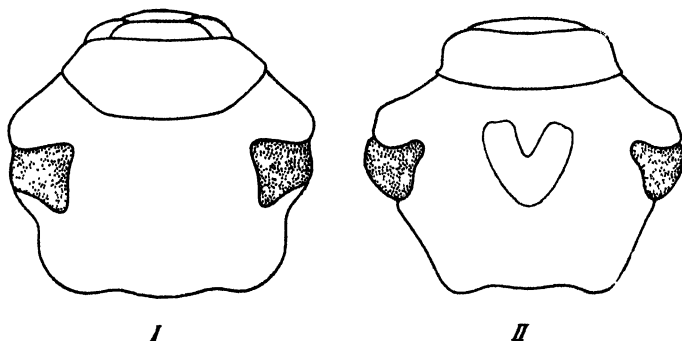


FIG. 14. Umriß des Kopfes eines normalen (I) und eines „V-Grube“-Käfers (II), Dorsalansicht. V = 8 \times .

Außer der geringen Entwicklung des Gesichtsteiles im Vergleich mit dem Schädelteil fällt besonders auf, daß der Umriß des Kopfes bei der Anomalie mit V-Grube viel eckiger ist als bei dem normalen

Käfer, Fig. 13, Fig. 14. Typisch ist auch das Vorquellen des Auges aus dem Profil des Kopfes infolge der geringen Entwicklung der Backe (vgl. S. 63).

Das Auge kann verschiedene Grade der Reduktion aufweisen. Reduktion besteht in einer Verkleinerung der dorso-ventralen Abmessung, Fig. 13. Bei Individuen, die diese Kopfanomalie in mittelstarkem Maße aufweisen, ist gewöhnlich die dorsale Augenhälfte am stärksten reduziert, in extremeren Fällen ist auch die ventrale Augenhälfte verkleinert; in sehr extremen Fällen kann das Auge bis auf etwa $\frac{1}{6}$ seiner normalen Oberfläche reduziert sein; es sieht dann aus wie ein kleines fazettiertes Feld, kaudal von dem Chitinfortsatz, der die Höhle, worin die Antenne eingepflanzt ist, überwölbt (s.S. 80).

Untersucht man Form und Anordnung der Augenfazetten, so ergibt sich folgendes, Fig. 15.

Die Fazetten haben in Flächenansicht nicht eine regelmäßige sechseckige, sondern eine ziemlich unregelmäßige 4—6-eckige Form. Auch in der Anordnung der Fazetten gibt es nicht die Regelmäßigkeit, welche sich beim normalen Auge findet. Vergleicht man Fig. 15 und Fig. 21, S. 81. miteinander, so zeigen sich die obenbeschriebenen Unterschiede sehr deutlich.

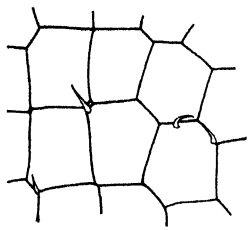


FIG. 15. Fazetten des Auges eines extremen „V-Grube“-Individuums
Corneapräparat. V 225 >

Schließlich muß noch die eigentümliche Haltung des Kopfes erwähnt werden, welche sich am besten zeigt, wenn man das Tier von der Seite betrachtet, Fig. 12. Die Längsachse des Kopfes bildet einen stumpfen Winkel mit der des Körpers; das Tier läßt sozusagen den Kopf hängen. Im Hinblick auf die Last, die es in der Form der zwei ventralen Chitinwucherungen zu schleppen hat, braucht uns dies nicht zu wundern.

Man sollte nun erwarten, daß die Individuen, welche obenstehende Anomalie aufwiesen, sehr schwach und wenig fruchtbar wären. Merkwürdigerweise ist gerade das Gegenteil der Fall. Sowohl was Lebenskraft als was Fruchtbarkeit betrifft, stehen sie hinter andern von mir gezüchteten Formen gar nicht zurück, ja unterscheiden sich sogar durch eine überaus kurze Entwicklungsdauer. Die Dauer einer Generation beträgt hier nämlich $5\frac{1}{2}$ Monate, d.i. etwa $1\frac{1}{2}$ Monate kürzer als für Stämme die eine mittlere Entwicklungsdauer haben.

Obenstehende Beschreibung wurde nach typischen Individuen gegeben; es versteht sich, daß man infolge der fluktuierenden Variabilität immer Individuen finden wird, die nicht in allen Teilen mit dieser Beschreibung übereinstimmen. Dennoch ist diese Kopfanomalie nicht so stark fluktuierend variabel, daß sie von den normalen Formen nicht stets scharf zu unterscheiden wäre. Auch dort, wo die Mißbildung des Kopfes und des Auges und die Entwicklung des ventralen Chitinfortsatzes gering oder kaum wahrnehmbar sind, ist die V-förmige Grube im Chitin des Vertex immer deutlich entwickelt. Aus diesem und aus noch einem zweiten Grunde, der sich unten bei der Beschreibung der Larve ergeben wird, halte ich die V-förmige Kopfgrube für das am meisten typische Kriterium dieser Anomalie und habe sie deshalb „V-Grube“ genannt.

Die Frage erhob sich nun, ob die obenbeschriebene Anomalie des Käfers vielleicht auch schon bei Puppe und Larve zu finden ist.

b. Die Puppe

Bei der Puppe, wo man alle Organe des jungen Käfers durch die Puppenhaut hindurch deutlich kann schimmern sehen, kostet es wenig Mühe, die V-Grube und den ventralen Chitinfortsatz zu unterscheiden. Letztgenannter Fortsatz wird hier zum Teil von der Antenne bedeckt.

c. Die Larve

Zufälligerweise bemerkte ich, daß auch am larvalen Kopf eine Abweichung vorkommt, die stark erinnert an die, welche sich am Schädel des Käfers findet, Fig. 16.

Nimmt man die Larve zwischen Daumen und Finger und betrachtet dann die Dorsalfläche des Kopfes von der rostralen Seite, so ergibt sich, daß das zwischen den beiden Beinen des gabelförmig verzweigten Blutgefäßes eingeschlossene dunkel pigmentierte Feld, Pl. I: 1, 2, 3, von einem scharf umrissenen U-förmigen hellfarbigen Flecken unterbrochen ist. Dadurch wird das dunkelfarbige Pigmentfeld bis auf einen medianen dreieckigen Pigmentfleck reduziert.

Betrachtet man den Kopf bei einer schwachen Vergrößerung ($\pm 10\times$), so zeigt es sich, daß dieser U-förmige nicht-pigmentierte

Teil weiter nichts als eine hufeisenförmige Verdickung des Kopfes ist, welche an ihrem kaudalen Rand durch die gabelförmige Verzweigung des dorsalen Blutgefäßes begrenzt wird.

Diese U-förmige Verdickung ist schon bei sehr jungen Larven wahrzunehmen, allein wegen der geringen Größe dieser Larven nur mit Hilfe einer ± 25 -fachen Vergrößerung (Zeiss' Bimokularmikroskop). Bei halb ausgewachsenen Larven (± 3 Monate alt), ist der V-förmige Flecken bei einiger Routine mit unbewaffnetem Auge deutlich wahrnehmbar.



FIG. 16. Kopf und Prothorax einer ausgewachsenen Larve des „V-Grube“ Typus. Dorsalsicht. $V = 15 \times$.

Alle Larven, welche diese U-förmige Verdickung auf dem Kopfe besitzen, werden zu Käfern mit dem oben beschriebenen Komplex von Kopfanomalien. Es ist möglich, daß die U-förmige Verdickung bei der Larve als ein Vorläufer der V-Grube bei dem Käfer betrachtet werden muß. Welcher Zusammenhang besteht zwischen einer

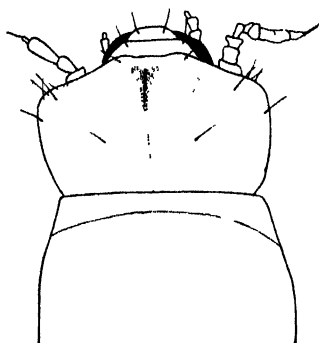


FIG. 17. Kopf- und Antennenbasisbildungen bei einer Larve des „V-Grube“ Typus. Dorsalsicht $V = 12 \times$.

fest lokalisierten Bildung, die bei der Larve als eine Verdickung, bei der Imago dagegen als eine Grube von nahezu gleicher Form auftritt, ist eine Frage für sich, welche man hier besser außer Betracht lassen kann.

Es ist im höchsten Grade wichtig, daß hier ein Merkmal vorliegt, das nicht nur im Imaginal-, sondern auch im Larvalstadium wahrnehmbar ist.

Dadurch ist es möglich, in der F_2 einer Kreuzung eine Spaltung bereits an den Larven festzustellen, während man die

dabei erzielten Resultate später an den von diesen Larven gelieferten Imagines kontrollieren kann (S. s. 70).

Außer der obenbeschriebenen Anomalie zeigen die Larven von der Form mit V-Grube oft eigentümliche Kopf- und Antennenmißbildungen, von denen Fig. 17 eine gute Vorstellung gibt. Ob diese Mißbildungen mit den, auf S. 70 genannten Mißbildungen des Kopfes und der Antennen der Imago zusammenhängen, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen.

§ 3. Kreuzungsergebnisse

Im Frühjahr 1926 habe ich eine große Anzahl Kreuzungen zwischen Käfern mit V-Grube und normalen Individuen vorgenommen. In der F_1 zeigte es sich, daß die Anomalie „V-Grube“ vollkommen dominant ist; die Bastardindividuen unterscheiden sich in keiner Hinsicht von homozygoten „V-Grube“-Individuen.

Die F_2 weist sowohl bei Beurteilung der Individuen in larvalem als in imaginalem Zustand eine einfache 3 : 1 Spaltung auf, Tab. 11.

TAB. 11. F_2 DER KREUZUNGEN V-GRUBE \times NORMAL

Versuchsnummer	F_2 -Larven			F_2 -Käfer		
	mit V	normal	Gesamtzahl	mit V	normal	Gesamtzahl
Kr 140	188	56	244	110	36	146
Kr 147	69	30	99			
Kr 158	365	121	486			
Summe	622	207	829	110	36	146
Theor 3 : 1	621,75 m = 12,46	207,25 D/m = 0,02		109,5 m = 5,14	36,5 D/m = 0,10	

Eine Anzahl F_1 -Individuen wurde mit der rezessiven Elternform rückgekreuzt. Das in dieser Rückkreuzung auftretende 1 : 1 Verhältnis (Tab. 12) ist völlig in Übereinstimmung mit dem 3 : 1 Verhältnis, welches aus Tab. 11 hervorgeht.

Es darf also wohl als feststehend betrachtet werden, daß der Unter-

TAB. 12. RUCKKREUZUNGEN (V-GRUBE \sim NORMAL) \sim NORMAL

Versuchs- nummer	Larven			Käfer		
	mit V	normal	Gesamt- zahl	mit V	normal	Gesamt- zahl
Kr 143	7	8	15	3	1	4
Kr 144	40	40	80	38	33	71
Kr 148	1	2	3	1	1	2
Kr 149	33	27	60	28	23	51
Kr 159	28	27	55	26	27	53
Kr 184	51	56	107	—	—	—
Kr 185	56	46	102	—	—	—
Kr 200	50	44	94	—	—	—
Kr 202	30	26	56	—	—	—
Kr 204	24	26	50	—	—	—
Kr 204A	23	25	48	—	—	—
Kr 207	17	11	28	—	—	—
Kr 208	7	14	21	—	—	—
Kr 209	5	1	6	—	—	—
Kr 212	69	71	140	—	—	—
Summe	441	424	865	96	85	181
Theor. 1 1	432,5	432,5		90,5	90,5	
m	14,70	D/m 0,58		m 6,72	D/m 0,82	

schied in erblicher Konstitution zwischen der Form mit V-Grube und dem Normaltypus von einem Erbfaktor bedingt wird, welchen ich mit *B* bezeichnen werde. Diesem Faktor *B* schreibe ich eine pleiotrope Wirkung zu; sowohl die U-förmige Verdickung bei der Larve als die V-Grube bei dem Käfer beruht auf dem Vorhandensein dieses Faktors. Dies geht aus folgender Beobachtung hervor. In den F_2 aller in Bezug auf die V-Grube vorgenommenen Kreuzungen, wurden die Larven in zwei Gruppen geschieden. Die eine Gruppe umfaßte die Larven mit U-förmiger Verdickung, die andere die normalen Larven. Die aus den erstgenannten Larven hervorgegangenen Käfer besaßen alle die V-Grube, während die der normalen Larven alle normal waren. U-förmige Verdickung bei der Larve und V-Grube bei dem Käfer werden demnach zusammen vererbt, werden also entweder bedingt von dem Vorhandensein zweier gekoppelter Faktoren oder eines Erbfaktors mit pleiotroper Wirkung. Solange es keine sicheren Anzeichen für Koppelung gibt, ist die Annahme einer pleiotropen Wirkung des Faktors *B* die einfachste.

Hinsichtlich des Geschlechts und der auf S. 42 eingeführten Faktoren

A , a_1 und a_2 spaltet dieser Faktor B vollkommen unabhängig. Einige Kreuzungen wiesen aber sehr stark auf eine Koppelung zwischen B und dem auf S. 86 einzuführenden Faktor g für fleischfarbige Augenfarbe hin. Es ist notwendig, hier den Tatsachen vorzugreifen; in diesem Zusammenhang genügt es aber zu erwähnen, daß Fleischfarbe rezessiv ist gegenüber schwarz (d.i. die normale Augenfarbe) und daß der schwarz fleischfarbenen Unterschied einen Erbfaktor beträgt. Es wurden Kreuzungen vorgenommen zwischen schwarzäugigen Individuen mit V-Grube und Individuen mit fleischfarbigen Augen ohne V-Grube.

Diese Formen waren leicht zu gewinnen, weil ich mehrere, für die Kombination „fleischfarbig, ohne V-Grube“ reine Stämme besitze, während die Individuen des „V-Grube“-Stammes schwarze Augen haben.

In den letztgenannten Individuen waren also die zwei dominanten Merkmale vereint, während die erstgenannten die Kombination ihrer Rezessive aufwiesen. Die F_1 von zwei dieser Kreuzungen waren nicht homogen, sondern zeigten annähernd eine Spaltung in 50 % Individuen mit V-Grube und 50 % normale Individuen; zugleich trat nach der Augenfarbe eine Spaltung in 50 % schwarz und 50 % fleischfarben auf. Diese Spaltungen sind nur möglich, wenn die benutzte Elternform mit den beiden dominanten Merkmalen, d.h. die schwarzäugige Elternform mit V-Grube, für diese beiden Merkmale heterozygot war. Daß in dem Stamm, der die V-Grube-Individuen für diese Kreuzungen lieferte, Heterozygoten vorkamen, geht aus der Tatsache hervor, daß von den 12 in Bezug auf die V-Grube vorgenommenen Kreuzungen 8 eine spaltende F_1 ergaben. An und für sich ist eine der-

TAB. 12a. RÜCKKREUZUNGEN

Bb Gg \times bb gg

Versuchsnummer	mit - V schwarz	mit - V fleischfarben	normal schwarz	normal fleischfarben	Gesamt- zahl
Kr 159	0	26	27	0	53
Kr 170	0	40	29	0	69
Summe	0	66	56	0	122

artige Heterozygotie nichts Besonderes; äußerst merkwürdig ist aber folgende Tatsache.

Es zeigte sich mir nämlich, daß in den F_1 obengenannter zwei Kreuzungen alle Individuen mit V-Grube fleischfarbige Augen hatten, während alle normalen F_1 -Individuen schwarzäugig waren. Diese Erscheinung wurde an einer Gesamtzahl von 122 F_1 -Individuen wahrgenommen, Tab. 12a. Die einzige Erklärung dieses Falles ist die Annahme einer Koppelung zwischen den Faktoren B und g (vgl. S. 71). Hätte man doch bei freier Spaltung der Faktoren B und g in diesen F_1 4 Gruppen von Individuen und zwar

$BbGg$

$Bbgg$

$bbGg$

$bbgg$

in gleicher Anzahl beobachten müssen.

Die zwei hier besprochenen Kreuzungen haben zufälligerweise ganz den Charakter des „back-cross test“, der gewöhnlich angewandt wird um die Koppelung zwischen zwei Faktoren festzustellen. Da über die genetische Konstitution der Elternformen, welche die dominanten Merkmale aufweisen, keine absolute Sicherheit besteht, dürfen sie zwar nicht als vollkommen überzeugend betrachtet werden, machen aber doch die Realität der angenommenen Koppelung sehr wahrscheinlich. Sobald es gelungen ist, homozygote $BbGg$ -Individuen zu züchten, werden neue Kreuzungen vorgenommen werden um die Existenz dieser Koppelung auf mehr überzeugende Weise festzustellen.

In engem Zusammenhang mit der im Obigen angenommenen Koppelung steht folgende Tatsache. Unter den F_1 -Individuen obengenannter zwei Kreuzungen wurde eine Scheidung zwischen den Individuen mit V-Grube (die also zugleich fleischfarbige Augen hatten) und den normalen, schwarzäugigen Individuen vorgenommen. Von beiden Käfergruppen wurde eine Nachkommenschaft gezüchtet. Die Nachkommen der normalen, schwarzäugigen ($bbGg$) Individuen waren alle normal und zeigten hinsichtlich der Augentfarbe die theoretisch zu erwartende Spaltung in 3 schwarz: 1 fleischfarbig. F_1 -Individuen mit V-Grube und fleischfarbigen Augen ($Bbgg$) wurden mit der doppelt rezessiven Elternform ($bbgg$) rückgekreuzt. In völliger Übereinstimmung mit der theoretischen Erwartung wurde in dieser Rückkreuzung

TAB. 13. RÜCKKREUZUNGEN

$$BbGg \sim bbgg$$

Versuchsnummer	Larven		
	mit V	normal	Gesamtzahl
AA — 2	16	18	34
AA — 6	4	1	5
AA — 7	1	4	5
Summe	21	23	44
Theor. 1 : 1	22	22	

$$m = 3,32 \quad D/m = 0,30$$

gefunden: 50 % Individuen mit V und 50 % normal, Tab. 13, während alle Individuen fleischfarbige Augen aufwiesen.

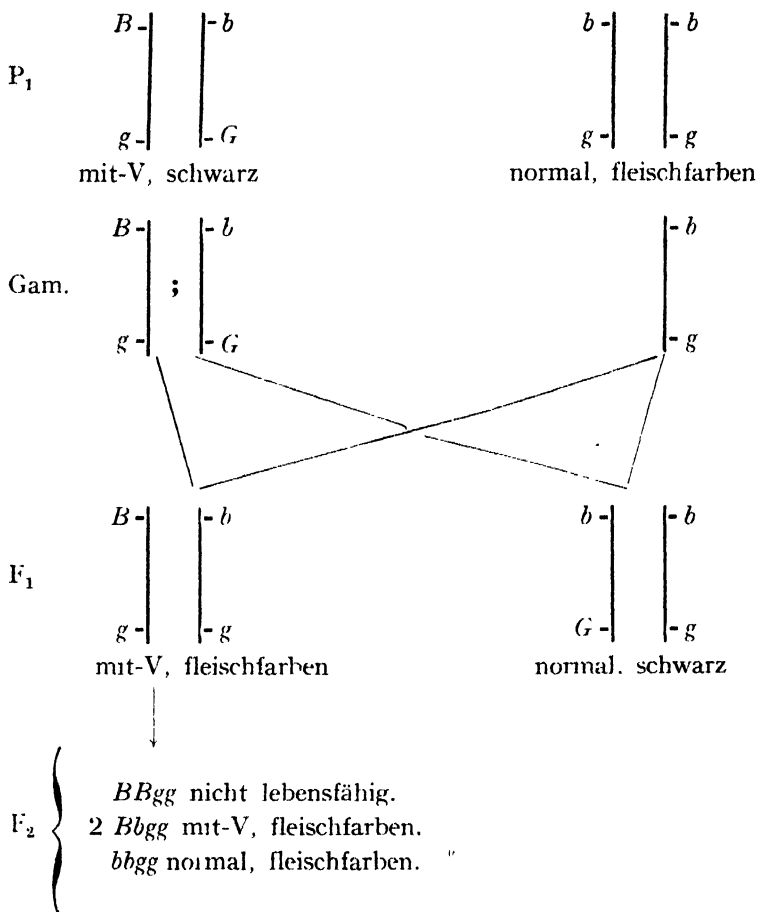
Die Paarung der F_1 -Individuen mit V-Grube untereinander dagegen ergab eine anfangs ganz unerklärliche Nachkommenschaft. Im Gegensatz zu der erwarteten 3 : 1 Spaltung trat hier annähernd ein Verhältnis von 2 Individuen mit V-Grube, 1 Individuum ohne V-Grube auf. Dies wurde bei 2 unabhängigen Kreuzungen an einer Gesamtzahl von 330 F_2 -Individuen wahrgenommen. Es wurden 227 mit V, 103 ohne V gefunden.

Man ist geneigt aus solch einem Ergebnis zu schließen, daß die BB -Individuen, welche theoretisch 25 % der Gesamtzahl der F_2 -Individuen bilden, infolge der lethalen Wirkung des Faktors B im homozygoten Zustand absterben. Gegen diesen Gedankengang erhebt sich das Bedenken, daß bei den meisten Kreuzungen zwischen normalen Individuen und solchen mit V-Grube in der F_2 eine 3 : 1 Spaltung auftritt (s. Tab. 11). Eine mögliche Erklärung dieses 2 : 1 Verhältnisses muß in folgender Richtung gesucht werden.

Das Elternindividuum, das die beiden dominanten Merkmale, d.h. schwarze Augen und V-Grube aufwies, hatte wie schon oben gefolgert wurde, die erbliche Zusammensetzung $BbGg$.

Dieses Individuum wurde mit einem $bbgg$ -Individuum gepaart.

Schematisch dargestellt ist der Verlauf dieser Kreuzung folgender:



Theoretisch ist also zu erwarten, daß 25 % der F_2 -Individuen die genotypische Konstitution $BBgg$ haben. Diese Individuen halte ich für nicht lebensfähig. Mit anderen Worten: es wird angenommen, daß der Faktor B eine Lethalwirkung ausübt, wenn er samt dem mit ihm gekoppelten Augenfarbengfaktor g in homozygotem Zustand vorkommt. Bei dem jetzigen Stand der Untersuchungen scheint mir dies die einzig richtige Erklärung.

Sowohl in seinem Aussehen als im erblichen Verhalten erinnert der „V-Grube“-Typus an die von CATTELL, c.f. BRIDGES (23), bei *Drosophila* entdeckte Mutante „deformed“. Diese Mutante zeigt ähnliche

Kopfabnormitäten als der Typus „V-Grube“ bei *Tenebrio*; weiter ist sie dominant und in homozygotem Zustand nicht lebensfähig.

Die angenommene Lethalwirkung der homozygoten Kombination *BBgg* ist vielleicht auch die Ursache davon, daß der Stamm der V-Grube-Individuen trotz fünf Generationen Inzucht noch immer nicht einheitlich ist (vgl. S. 61); die 5. Inzuchtsgeneration enthielt noch $\pm 20\%$ Individuen ohne V-Grube.

Ein zweites Anzeichen für Unreinheit im Stamme liegt darin, daß 8 von den 12 vorgenommenen Kreuzungen zwischen Individuen mit V-Grube und normalen Individuen eine F_1 ergaben, die eine 1 : 1 Spaltung aufwies, welche also auf die Heterozygotie des verwendeten V-GrubeIndividuums hinweist.

Jedenfalls verdient dieser Punkt, der bei dem jetzigen Stand der Untersuchung nur gestreift werden konnte, besondere Berücksichtigung; weitere systematisch vorgenommene Kreuzungen werden ausweisen müssen ob die in diesen Seiten niedergelegten Ausführungen richtig sind.

FÜNFTES KAPITEL

IMAGINALE EIGENSCHAFTEN

a. Tarsus- und Antennenmerkmale

Bei seinen Untersuchungen hat ARENDSSEN HEIN verschiedene erblich festgelegte Tarsus- und Antennenanomalien gefunden und genetisch analysiert. Die genaue Beschreibung und die genetische Analyse derselben findet man niedergelegt in (3). Es war bei der Fortsetzung der Arbeit von ARENDSSEN HEIN nicht notwendig diesen Teil der Untersuchungen wieder aufzunehmen. Vollständigkeitshalber werden hier die von ihm erzielten Resultate kurz zusammengefaßt.

Die von ARENDSSEN HEIN mit Ta bezeichnete Tarsusanomalie unterscheidet sich von der Normalform dadurch, daß die einzelnen Glieder des Tarsus teleskopartig ineinander geschoben sind. Dadurch weist der Tarsus verschiedene Grade von Reduktion auf. In Fig. 18

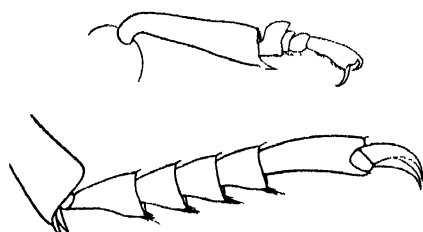


FIG. 18 Abnormaler und normaler Tarsus.

Nach ARENDSSEN HEIN 1924.

ist der Tarsus eines normalen Individuums neben demjenigen eines abnormalen abgebildet.

Der normale Tarsus ist in dieser Abbildung größer als der abnormale weil ersterer bei einer stärkeren Vergrößerung gezeichnet worden ist.

Die von ARENDSSEN HEIN eingeführte Bezeichnung Ta kann Verwirrung herbeiführen (vgl. S. 22); deswegen werde ich diesen Typus weiterhin als denjenigen mit abnormalem Tarsus bezeichnen.

Es wurden von ARENDSSEN HEIN zwei erblich festgelegte Antennenanomalien gefunden. Die eine, welche er Atc (antennae compressed) nannte, unterscheidet sich durch den Besitz von Antennen, deren Glieder abgeplattet und verbreitert sind und eine Neigung zur Fusion

zeigen. In Fig. 19 ist die Antenne eines normalen Käfers neben einer abgeplatteten Antenne abgebildet. Die Käfer, welche diese Anomalie aufweisen, haben ein plumpes Aussehen. Dieser Typus ist in hohem Grade von den Außenbedingungen abhängig. Bei einer Temperatur von $17-20^{\circ}\text{C}$. gezüchtet, zeigt der größere Teil der genotypisch zu dieser Form gehörenden Käfer ganz normale Antennen. Bei einer Temperatur von $20-27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$. haben alle Individuen abgeplattete Antennen.

Statt der von ARENSEN HEIN eingeführten Bezeichnung *Atc* werde ich für diesen Typus den Namen „abgeplattete Antennen“ verwenden.

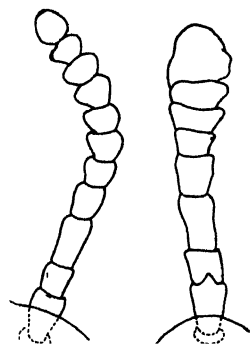


FIG. 19 Normale und abgeplattete Antenne Nach ARENSEN HEIN 1924

Die zweite Antennenanomalie wird dadurch charakterisiert, daß die beiden Antennen und die Tarsen um ein Glied reduziert sind.

Die Antennen sind hier folglich 10-gliedrig, während die Anzahl der Tarsalglieder für die beiden ersten Beinpaare 4, für das dritte Beinpaar 3 beträgt. Diese Reduktion erinnert stark an die Mutante „dachs“ bei *Drosophila*. BRIDGES und MORGAN (22). Antennen und Tarsen sind ebenso schlank wie bei der Normalform. Diesen, von ARENSEN HEIN mit *At*^{10/10} bezeichneten Typus werde ich weiterhin als den „reduzierten Typus“ bezeichnen.

Zwischen diesen drei Anomalien und dem Normaltypus wurden von ARENSEN HEIN alle nach der diallelen Methode möglichen Kreuzungen vorgenommen. Es zeigte sich, daß jede dieser drei Tarsus- und Antennenanomalien dem Normaltypus gegenüber rezessiv war und daß die *F*₂ eine einfache 3 : 1 Spaltung aufwies. Für ausführliche Daten kann ich auf ARENSEN HEIN (3), Tab. III, Tab. V und Tab. VI verweisen. Die beiden anderen nach der diallelen Methode möglichen Kreuzungen ergaben in der *F*₂ eine 9 : 3 : 3 : 1-Spaltung.

ARENSEN HEIN hat es unterlassen, auf Grund dieser Kreuzungsergebnisse Erbformeln einzuführen; was er auch nicht für die anderen Eigenschaften getan hat. In Übereinstimmung mit dem Vorhergehenden werde ich dieses nachholen.

Den Typus mit reduziertem Tarsus werde ich weiterhin mit *cc*, den Typus mit abgeplatteten Antennen mit *dd* und den reduzierten Typus

mit *ee* bezeichnen. Die vollständigen Erbformeln werden dann:

Normaltypus = *CCDDEE*

abnormaler Tarsus = *ccDDEE*

abgeplattete Antenne = *CCddEE*

reduzierter Typus = *CCDDee*

Auch die anderen Kombinationen dieser Erbfaktoren, außer der tripl-rezessiven, sind als reine Stämme vorhanden.

Aus den Daten in den nachgelassenen Versuchsprotokollen ARENDSEN HEINS konnte ich schließen, daß diese Faktoren sowohl bezüglich der bereits eingeführten Faktoren für die Körperfarbe, S. 42, wie auch bezüglich der noch einzuführenden Faktoren für die Augenfarbe, Kap. 5, eine vollkommen freie Spaltung aufweisen.

b. Die Augenfarbe

§ 1. Einleitung

In der allgemeinen Einleitung wurde schon bemerkt, S. 4, daß ARENDSEN HEIN sich während der letzten Lebensjahre besonders mit der genetischen Analyse der Augenfarbe befaßt hat. Einige vorläufige Resultate dieser Analyse hat er niedergelegt in (2), S. 253. Die Kreuzungen, welche er in Bezug auf diese Analyse vornahm, waren zu der Zeit, wo ich seine Arbeit fortsetzte, schon ganz abgeschlossen. Es blieb mir also nur übrig, diese Daten zu sammeln und auszuarbeiten, sie hier und da durch eigene Angaben zu ergänzen oder zu bestätigen und dem Ganzen eine für Publikation geeignete Form zu geben. Überdies habe ich hier im Anschluß an das Vorhergehende ein Faktorenschema eingeführt.

Bevor ich zur Besprechung der Kreuzungsergebnisse übergehe, empfiehlt es sich, eine kurze Beschreibung des Auges von *Tenebrio molitor* L. und der Typen, welche man bezüglich der Augenfarbe unterscheiden kann, vorhergehen zu lassen.

§ 2. Beschreibung des Auges

Fig. 20; Pl. I : 7, 8, 9, 10

Das zusammengesetzte Auge des Käfers liegt auf der Lateralfläche des Kopfes, ein wenig distal von der Basis der Mandibeln. Der Umriß ist schwer zu beschreiben; LANDOIS und THELEN (47), S. 37, vergleichen ihn mit demjenigen eines Biskuits; es ist also eine lemniskatartige Linie. Demnach zeigt das Auge eine Verengung, wodurch man eine dorsale und eine Ventrals Augenhälfte unterscheiden kann. Die ven-

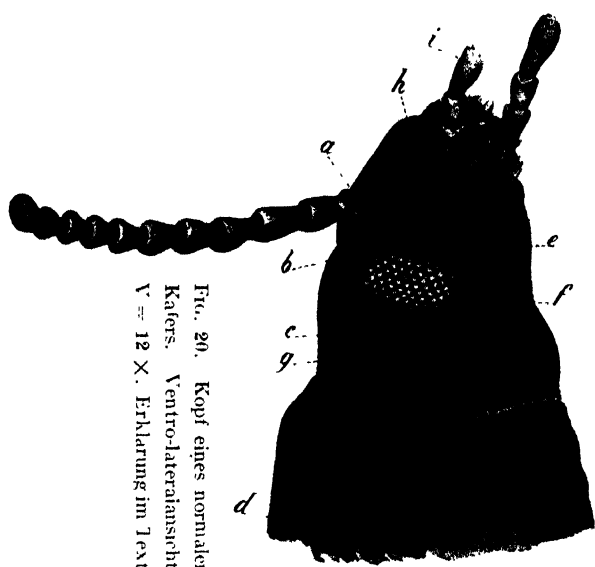


FIG. 20. Kopf eines normalen Käfers. Ventro-lateralsicht
V = 12 X. Erklärung im Text

trale Augenhälfte ist ein wenig größer als die dorsale. Diese Verengung liegt gerade in der Verlängerungslinie der auf Prothorax und Abdomen vorkommenden scharfen Kante, Fig. 20, *d*, welche die Scheidung zwischen der dorsalen und der ventralen Hälfte des Körpers angibt. Sie wird an dem rostralen Rand durch das Chitinstück, *b*, gebildet, das die Vertiefung, in welcher der Scapus, *a*, der Antenne eingepflanzt ist, überbrückt. An dem kaudalen Rand wird die Verengung durch die Backe, *c*, gebildet, welche mit kurzen Stacheln besetzt ist. Die größte Augenlänge, d.h. die Länge der dorso-ventralen Achse, beträgt etwa $2\frac{1}{2}$ mm.

Rostralwärts wird das Auge von einem Chitinwulst, *e*, begrenzt, welcher an seinem rostralen Rand abgeplattet ist. Unter diesem Wulst artikuliert die Mandibel, *h*.

Die Augenfazetten, die schon bei einer 25-fachen Vergrößerung deutlich erkennbar sind, sind in Flächenansicht regelmäßig sechseckig, wie aus Fig. 21 hervorgeht.

Sie sind auf der Augenfläche in drei Reihensysteme angeordnet, welche sich unter einem Winkel von 60° schneiden. An den Begegnungsstellen zwischen drei Fazetten sind auf der Cornea kurze Augenhaare mit verdicktem Fuß eingepflanzt, Fig. 21. Der Diameter eines

Ommatidiums beträgt ungefähr 45μ ; die Gesamtzahl der Fazetten soll nach LANDOIS und THELEN (47) bei einem normalen Auge etwa 450 betragen.

Mit dem feineren, inneren Bau des Auges habe ich mich nicht beschäftigt. Für diesbezügliche Einzelheiten verweise ich auf die obenerwähnte Arbeit von LANDOIS und THELEN (47).

In einer seiner Publikationen (2), S. 253, teilte ARENDSSEN HEIN bereits mit, daß die normale Augenfarbe bei *Tenebrio molitor* L. schwarz ist. Bei dem eben ausgeschlupften Käfer ist das Auge schon ganz pigmentiert und hebt sich durch seine dunkle braunschwarze Farbe stark gegen das noch größtenteils unpigmentierte Chitin des Kopfes ab.

Das Auge ist eins der Zentren, wo sich das erste Pigment bildet. Ich konnte feststellen, daß schon bei der eben gebildeten Puppe an dem kaudalen Augenrand regelmäßig angeordnete schwarze Punkte wahrnehmbar sind. Jeder dieser Punkte entspricht einem Ommatidium. Fig. 22 I, stellt die Pigmententwicklung im zusammengesetzten Auge einer 24 Stunden alten Puppe dar.

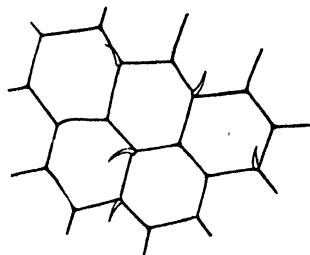


Fig. 21. Fazetten eines normalen Auges V 225 \times .

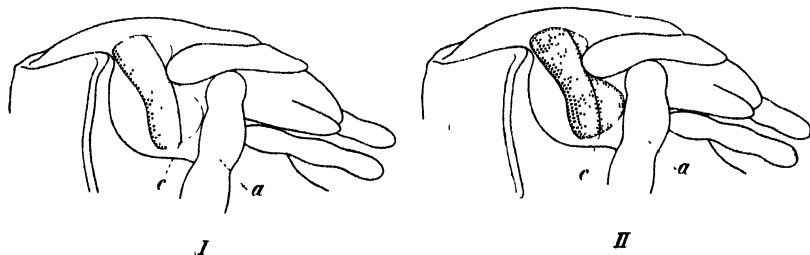


Fig. 22. Pigmententwicklung im zusammengesetzten Auge während des Puppenstadiums. I 24 Stunden alte Puppe; II dieselbe Puppe, 5 Tage alt V $\approx 10 \times$.

Die schwarzen Punkte sind hier noch nicht bis an die Falte der Puppenhaut, Fig. 22, c, vorgerückt. Die Punkte entwickeln sich weiter nach dem rostralen Augenrande zu und bedecken bei der ± 5 Tage alten Puppe die ganze Augenfläche, II. In diesem Stadium sind die einzelnen schwarzen Punkte deutlich zu unterscheiden. Bei der älteren Puppe sieht man, von dem kaudalen Augenrande anfan-

gend zwischen den dunklen Punkten eine braunschwarze Farbe auftreten, die sich allmählich über die ganze Augenfläche verbreitet. Bei einer ± 8 Tage alten Puppe hat das ganze Auge eine gleichmäßige braunschwarze Farbe und sind die dunklen Punkte nicht mehr einzeln erkennbar. Mit diesem Stadium hat das schwarze Auge seine endgültige Farbe erreicht. Wesentlich anders ist die Sachlage bei den anderen vier von ARENDSSEN HEIN entdeckten Augenfarbentypen. Bei diesen Typen ist die Augenfarbe ein bei weitem nicht so deutliches Merkmal als die anderen schon besprochenen morphologischen. Die Augenfarbe ändert sich nämlich während des Käferlebens und wenn man von dieser Erscheinung nicht genau unterrichtet ist, kommt man oft zu Fehlschlüssen. Eine Änderung der Augenfarbe während des Lebens der Imago wurde auch für die Augen von *Drosophila* beschrieben, BRIDGES und MORGAN (23).

Im folgenden wird mit der normalen Augenfarbe immer die Farbe gemeint, welche das Auge bei dem eben ausgefärbten ± 5 Tage alten Käter aufweist (vgl. S. 29).

Zu Beginn der *Tenebrio*-Untersuchungen fiel es ARENDSSEN HEIN bei der Betrachtung toter Käter auf, daß es so viele Individuen gab, deren Augen eine helle goldglänzende gelbe Farbe hatten. Bald zeigte nur ein Auge, bald zeigten beide Augen dieses Aussehen; in anderen Fällen hatte nur die dorsale oder die ventrale Augenhälfte diese Farbe. Auch Augen mit schwarzem mittlerem Teil und goldgelbem Rand oder umgekehrt kamen vor. Die gelbe Farbe kann auch auftreten als kleinere oder größere durch schwarze Teile getrennte Flecken. Diese goldgelbe Farbe war demnach sehr variabel in ihrer Ausdehnung, von fast ganz schwarz als das eine, bis völlig goldgelb als das andere Äußerste. Diese eigentümliche Veränderung der Augenfarbe bei dem toten Käfer veranlaßte eine regelmäßige Beobachtung der Augen bei dem lebenden Käfer ¹⁾.

Nachdem einige Tausende derselben beobachtet worden waren, wurde die erste abnormale Augenfarbe bei einem einzigen Individuum gefunden.

Die Augen dieses Tieres hatten eine hellgelbe Farbe. Es war nicht die schöne glänzende goldgelbe Farbe, wie sie oben für die Augen der

¹⁾ Anm. Es will mir scheinen, daß dieser Goldglanz bei dem toten Käter dadurch entsteht, daß die Cornea sich von dem untenliegenden Gewebe abhebt und Interferenzerscheinungen auftreten.

toten Käfer beschrieben wurde, sondern eine weniger helle kanariengelbe Farbe, Pl. I, 7. Der Eintachtheit wegen werde ich weiterhin ausschließlich von gelb reden, worunter dann diese kanariengelbe Farbe verstanden wird. Eine weitere Eigentümlichkeit des gelben, und auch des fleischfarbenen, des roten und des gefleckten Typus ist das Vorkommen eines Saumes dunkel pigmentierter Fazetten am Außenrande des Auges, Fig. 20, f; Pl. I : 7 8, 9, 10. Der Käfer, bei welchem man zuerst gelbe Augenfarbe beobachtete, war ein Männchen, später wurde sie bei noch drei Männchen angetroffen. Erst nachdem ungefähr 8000 Käfer beobachtet worden waren, wurde das erste gelbäugige Weibchen gefunden. Diese Individuen wurden untereinander gepaart und lieferten die für diese gelbe Augenfarbe reinen Stamme.

Bei den weiteren Untersuchungen zeigte es sich ARENDSSEN HEIN, daß neben diesem Typus mit gelben Augen noch ein zweiter Typus vorkommt, der namentlich im Anfangsstadium leicht mit dem ersten verwechselt werden kann. Bei einer Kreuzung ist das Verhalten dieser beiden Typen aber ganz verschieden. Indem einige Kreuzungen völlig unerklärliche Zahlenverhältnisse aufwiesen, wurde ARENDSSEN HEIN'S Aufmerksamkeit auf diesen zweiten Typus gelenkt. Nach vieler Muhe gelang es ihm diese Form, die er in seinen Notizen „fahlaugig“ nennt, zu isolieren. Die Augenfarbe dieser Individuen wird m.E. besser mit dem Namen fleischfarben, Pl. I, 8, bezeichnet; bei der weiteren Besprechung werde ich mich an diese letzte Bezeichnung halten.

Namentlich bei jungen, eben ausgeschlüpften Käfern ist es fast unmöglich Individuen mit gelben und solche mit fleischfarbenen Augen voneinander zu unterscheiden. Bei beiden Typen weist das Auge in diesem Stadium eine helle Rahmfarbe auf, obgleich die Farbe des fleischfarbenen Auges meistens blässer ist als die des gelben. Auf Grund dieser Unterschiede kann man nicht immer zwischen diesen zwei Typen eine scharfe Scheidung treffen. Ein auffallender Unterschied hegt in der Weise, wie sich die Augenfarbe bei diesen beiden Formen während des Käferlebens ändert. Hält man eben ausgeschlüpfte gelbäugige Käfer bei $27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C.}$, dann wird die anfangs rahmgelbe Augenfarbe allmählich dunkeler. Nach \pm 5 Tagen, wenn der Käfer ganz ausgefärbt ist, hat das Auge seine Normalfarbe erreicht, Pl. I, 8. Bei einem längeren Aufenthalt bei dieser Temperatur wird das Auge allmählich dunkeler, hat nach 10—15 Tagen eine

gleichmäßige rote Farbe angenommen und zeigt nach 4 - 6 Wochen eine fast ganz schwarze Farbe. Diese ist so dunkel, daß sie nicht von derjenigen der homozygot schwarzäugigen Individuen zu unterscheiden ist.

Hält man dagegen Individuen mit fleischfarbenen Augen bei dieser Temperatur, dann ändert sich die Augenfarbe kaum. Sogar nach einem Aufenthalt von gut einem Monat bei $27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$. weisen die Augen noch dieselbe helle Fleischfarbe auf. Auch nach dem Tode des Käfers dunkelt das Auge nicht nach. Käfer, die schon länger als ein Jahr aufgespießt bewahrt wurden, zeigten noch deutlich fleischfarbene Augen. Durch die obengenannten Unterschiede sind gelbüugige Individuen und solche mit gleichfarbenen Augen immer scharf voneinander zu unterscheiden. Es zeigte sich ARENDSSEN HEIN, daß man den Ausfärbungsprozeß der gelben Augen bedeutend beschleunigen kann, wenn man die Käfer bei einer Temperatur von $30-32^{\circ}\text{C}$. hält. Die gelben Augen sind bei dieser Temperatur nach drei Tagen braunrot geworden, während die fleischfarbenen Augen auch unter diesen Umständen nahezu unverändert bleiben. Diese Methode wurde sowohl von ARENDSSEN HEIN als von mir immer angewandt um die Typen gelb und fleischfarben auf zuverlässige Weise voneinander zu unterscheiden.

Der dritte Augentypus, den ARENDSSEN HEIN fand, ist der rote Typus. Die Normalfarbe des Auges ist hier weinrot, Pl. I, 9. Im Gegensatz zu dem gelben und dem fleischfarbenen Typus sind die ersten Spuren von Augenpigmentation schon im Pupalstadium wahrnehmbar, sie treten, wie ich beobachten konnte, später auf als bei dem schwarzäugigen Käfer (vgl. S. 81). Bei den eben ausgeschlüpften Käfern kommen die roten Pigmentflecken in ziemlich gleichmäßiger Verbreitung über das Auge vor, ohne aber miteinander zu verfließen; es ist noch immer ein gelbweißer Untergrund erkennbar, auf welchem die Pigmentflecken liegen. Nach einigen Tagen weist das Auge eine gleichmäßige rote Farbe auf, die mit dem Alter des Käfers dunkeler wird um schließlich in sehr dunkel rotbraun überzugehen. Das Auge wird aber nie ganz schwarz; immer ist noch eine, sei es denn auch schwache rote Glut wahrnehmbar, sogar bei zwei Monate alten Käfern. Bei einer Temperatur von $30-32^{\circ}\text{C}$ verläuft die Ausfärbung des roten Auges, ebenso wie die des gelben, bedeutend schneller.

Der vierte Augentypus ist der gefleckte Typus, Pl. I, 10. Im Auge

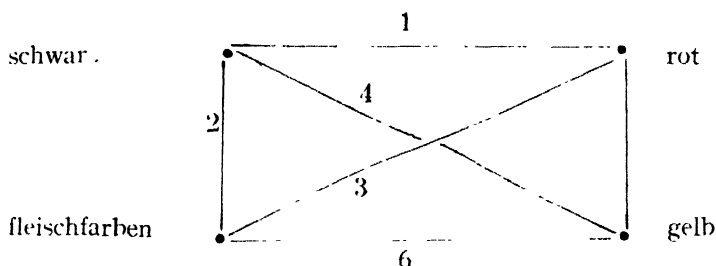
sind hier schwarze und rote Teile zu unterscheiden. In den meisten Fällen überwiegt das Rot, kann man also von schwarzen Flecken in einem übrigens rotfarbigen Auge reden; zuweilen aber überwiegt auch das Schwarz. Die Grenze der schwarzen Flecken trifft nicht mit derjenigen der Fazetten zusammen, m.a.W. man kann hier nicht von einer Gruppe schwarz pigmentierter Ommatidien in einem übrigens roten Auge reden. Es ist mir immer aufgefallen, daß das Schwarz seine stärkste Entwicklung in der ventralen Augenhälfte hat. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle erdenklichen Übergänge. Das schwarze Pigment tritt, wie ich feststellen konnte, schon ziemlich früh im Pupalstadium auf, gewiß nicht später als beim normalen schwarzen Auge (S. 81). Bei dem eben ausgeschlüpften Käfer heben sich diese schwarz gefärbten Teile stark gegen die noch sehr hellfarbigen roten Teile ab; in diesem Stadium ist der gefleckte Typus am stärksten ausgeprägt. Wenn der Käfer älter wird, verschwindet der starke Gegensatz zwischen schwarz und rot, indem letztere Farbe immer dunkeler wird und sich zu dunkel rotbraun verfärbt. Bei einem 14 Tage alten Käfer, der beim Ausschlüpfen sehr typische gefleckte Augen zeigte, konnte ich die schwarzen Teile kaum noch von der anfänglich rotfarbigen unterscheiden.

Aus dem oben Beschriebenen ist wohl hervorgegangen, daß die Scheidung zwischen den 5 Augentypen scharf durchzuführen ist. Will man in einer Mischung dieser 5 Typen schwarz, gelb, fleischfarben, rot und gefleckt eine Trennung vornehmen, so verfährt man dabei in ähnlicher Weise als bei einer chemischen Analyse. Schwarz und gefleckt lassen sich schon als Puppe oder als junger Käfer unterscheiden. In der Mischung sind dann also noch rot, gelb und fleischfarben übrig. Die rotäugigen Individuen sind an den ausgefärbten Käfern ohne Schwierigkeiten von den beiden anderen Typen zu unterscheiden. Schließlich können gelb und fleischfarben mit Hilfe des obenangegebenen Temperaturexperimentes getrennt werden.

§ 3. *Kreuzungsergebnisse*

Nachdem es ARENDSSEN HEIN gelungen war, die Augentypen schwarz, gelb, fleischfarben und rot rein zu züchten — bei dem gefleckten Typus ergab sich dabei eine Schwierigkeit, von welcher später, § 4, die Rede sein wird — wurden alle nach der diallelen Me-

thode möglichen Kreuzungen zwischen den erstgenannten 4 Typen angestellt. Die Kreuzungsergebnisse werden in der Reihenfolge besprochen werden, wie sie in untenstehendem Schema angegeben ist.



Bei der Besprechung der Kreuzungen werde ich von der allgemeinen üblichen Behandlungsweise abweichen und die Erbformeln, wie ich sie auf Grund der Kreuzungsergebnisse aufgestellt habe, voranstellen. Ich folge hier dieser Methode, weil es leichter ist, schon bei der Besprechung die Symbole verwenden zu können. Außerdem eröffneten die Erwägungen, die zur Annahme dieser Erbformeln führten, keinen einzigen neuen Gesichtspunkt.

Bei dem jetzigen Stand der Untersuchungen muß man annehmen, daß die schwarze Augenfarbe durch das Zusammenwirken der drei Erbfaktoren, F , G und H hervorgerufen wird. $FFGGHH$ -Individuen sind schwarzäugig. Fehlt der Faktor F , so bedingt das eine rote Augenfarbe. Die Erbformel für diese Individuen ist $ffGGHH$. Bei den Individuen mit fleischfarbenen Augen ist der Faktor G nicht vorhanden, sie haben die Erbformel $FFggHH$. Eine Sonderstellung nimmt der Faktor H ein. Dieser ist nämlich im Geschlechtschromosom lokalisiert, wie sich aus der Kreuzung des schwarzen mit dem hinsichtlich dieses Faktors rezessiven gelbäugigen Typus ergibt. Dieser letzte Typus hat die Konstitution $FFGGhh$. Die anderen möglichen Kombinationen dieser Faktoren werden bei der Behandlung der Kreuzungsergebnisse erwähnt werden.

1. Schwarzäugiger \times rotaugiger Typus

Die F_1 dieser Kreuzung ist immer homogen schwarzäugig. Schwarz dominiert vollkommen über rot, denn die Augenfarbe bei dem Bastard unterscheidet sich in keiner Hinsicht von derjenigen der homozygoten schwarzäugigen Individuen.

TAB. 14. F₂ DER KREUZUNGEN SCHWARZ \times ROT)

Versuchs- nummer	Typus der Eltern	Augenfarbe		Gesamt- zahl
		schwarz	rot	
*BL 67	♀ schwarz \times ♂ rot	39	11	50
*BL 97	" " " " "	44	11	58
*BL 112	" " " " "	22	5	27
*BL 150	" " " " "	20	5	25
*BL 158	" " " " "	53	8	61
*BL 161	" " " " "	52	21	73
*BL 168	" " " " "	44	9	53
*BL 222 ^{1p}	" " " " "	65	15	80
*BL 98	♀ rot \times ♂ schwarz	58	21	79
*BL 113	" " " " "	19	11	30
*BL 116	" " " " "	121	44	165
*BL 116	" " " " "	28	3	31
*BL 146 ^{Dp}	" " " " "	37	24	61
*BL 149	" " " " "	55	16	71
*BL 180	" " " " "	80	19	99
*BL 181	" " " " "	80	25	105
*BL 214	" " " " "	91	36	127
*BL 222	" " " " "	48	14	62
*BL 224 ^{1p}	" " " " "	62	24	86
Summe		1018	325	1343
Theor. 3 : 1 für n = 1343		1007,25	335,75	
		m = 15,95 D/m = 0,68		

Aus Tab. 14 geht hervor, daß in der F₂ eine einfache monofaktorielle Spaltung auftritt. Die Augenfarben schwarz und rot trifft man bei den beiden Geschlechtern gleichmäßig verteilt an. Leider hat ARENDSEN HEIN es unterlassen, F₁-Individuen mit der rezessiven Elternform rückzukreuzen. Meine eigenen Experimente waren zu der Zeit, wo diese Abhandlung in Druck gegeben wurde, noch nicht weit genug vorgerückt, um die Analyse dieser Rückkreuzung vorzunehmen.

) S S 32, Fußnote.

Obenerwähnte F_2 -Zahlenverhältnisse, Tab. 14, berechtigen vollkommen zu der Annahme, daß der Unterschied in erblicher Zusammensetzung zwischen dem schwarzäugigen und dem rotäugigen Typus einen Faktor beträgt. Dieser Unterschied wird dadurch angegeben, daß ich den schwarzen Typus mit FF , den roten mit ff bezeichne

2. Schwarzäugiger Typus \propto Typus mit fleischfarbenen Augen

Schwarz dominiert vollkommen über fleischfarben; die F_2 weist eine Spaltung auf, welche genügend mit dem theoretischen 3 : 1 Verhältnis übereinstimmt, Tab. 15. Die Augentypen schwarz und fleischfarben sind bei den beiden Geschlechtern gleichmäßig verteilt.

TAB. 15. F_2 DER KREUZUNGEN SCHWARZ \propto FLEISCHFARBIG

Versuchs- nummer	Typus der Eltern	Augenfarbe		Gesamt- zahl
		Schwarz	fleisch- farbig	
*Bl 96	♂ Schwarz ♂ fleischfarbig	52	21	73
*Bl 190	" " " "	79	18	97
*Bl 191	" " " "	108	30	138
*Bl 192	" " " "	51	21	75
*Bl 193	" " " "	156	49	205
*Bl 194	" " " "	38	17	55
*Bl 202	" " " "	76	17	93
*Bl 225 ^{Db}	" " " "	95	28	123
*K: 28	" " " "	80	23	103
*Bl 131 ^{Db}	♂ fleischfarbig ♂ Schwarz	99	17	116
*Bl 132	" " " "	91	23	114
*Bl 118	" " " "	108	32	140
*Bl 161 ^{Db}	" " " "	71	19	90
*Bl 183	" " " "	25	9	34
*Bl 181	" " " "	70	27	97
*Bl 199	" " " "	17	8	25
*Bl 201	" " " "	56	20	76
*Bl 203	" " " "	101	26	127
*Bl 225	" " " "	85	32	117
*OG-KAZ	" " " "	67	19	86
Summe		1525	489	2014
Theor. 3 : 1 für n = 2014		1510,5	503,5	

m 19,43 D/m = 0,75

Rückkreuzungen von F_1 -Individuen mit dem rezessiven Elter ergaben in völliger Übereinstimmung mit den aus Tab. 15 zu ziehenden Schlüssen ein annäherndes 1 : 1 Verhältnis, Tab. 16.

TAB. 16.

RUCKKREUZUNGEN (SCHWARZ \sim FLEISCHFARBIG) \sim FLEISCHFARBIG

Versuchsnummer	Augenfarbe		Gesamtzahl
	schwarz	fleischfarbig	
*K ₁ 87	55	51	106
*BL 186	17	20	37
*BL 204	30	21	51
*BL 206	4	5	9
*BL 207	13	10	23
*BL 209	28	25	53
*BL 210	17	17	34
Summe	161	149	313
Theor. 1 : 1	156,5	156,5	
	$m = 8,84$ $D/m = 0,85$		

Der Unterschied in erblicher Zusammensetzung zwischen dem schwarzäugigen Typus und demjenigen mit fleischfarbenen Augen beträgt demnach einen Erbfaktor. Ob dieser Unterschied auf dem Vorhandensein eines anderen Faktors als der obengenannte Faktor F , oder auf dem Vorhandensein eines anderen Allelomorphes von F beruht, diese Frage kann nur durch die Kreuzung rot \sim fleischfarben entschieden werden.

3. Rotäugiger Typus \sim Typus mit fleischfarbenen Augen .

Die beiden reziproken Kreuzungen ergeben eine homogene, schwarzäugige F_1 . Daraus geht hervor daß die Faktoren, auf deren Vorhandensein der rote resp. der fleischfarbene Augentypus beruht, keine Allelomorphen sein können.

In der F_2 treten die Augenfarben schwarz, rot und fleischfarben in einem Zahlenverhältnis auf, das sehr gut mit dem theoretischen 9 : 3 : 4-Verhältnis übereinstimmt, Tab. 17.

TAB. 17. F_2 DER KREUZUNGEN ROT \sim FLEISCHFARBIG

Versuchs- nummer	F ₂ -Käfer			Gesamt- zahl
	Augenfarbe			
	schwarz	rot	fleisch- farbig	
*BL 118	62	19	29	110
*BL 147 ^{1p}	86	30	34	150
*BL 152	44	12	11	67
*BL 152 ^{1p}	35	12	24	71
*BL 259	37	9	10	56
*BL 260	75	24	42	141
*BL 261	42	14	17	73
*BL 262	51	17	26	94
*BL 264	13	15	22	80
Summe	475	152	215	842
Theor. 9 : 3 : 4	473,6	157,9	210,5	
D/m = 0,10 D/m = 0,52 D/m = 0,36				

Es handelt sich hier also um eine dihybride Kreuzung. In Anbetracht der Ergebnisse der Kreuzungen schwarz \sim rot. S. 88, und schwarz \sim fleischfarben, S. 89, lag dies auch sehr nahe, obgleich man nach Analogie der bei *Drosophila* gefundenen multipel Allelomorphen der Augenfarbe white, BRIDGES (21), MORGAN und BRIDGES (51), und MORGAN (53), auch hier wohl multipel Allelomorphen hatte erwarten können.

Auf Grund der vorhin genannten und der unter 1) und 2), S. 86 und S. 88, behandelten Kreuzungsergebnisse, muß also ein homozygot-schwarzäugiges Individuum mit $FFGG$... bezeichnet werden, während die Typen mit roten resp. fleischfarbenen Augen als $ffGG$... resp. $FFgg$... angedeutet werden müssen.

Aus dem Verhältnis 9 schwarz: 3 rot: 4 fleischfarben muß man schließen, daß die doppelt rezessiven $ffgg$ -Individuen phänotypisch nicht von $FFgg$ -resp. $Ffgg$ -Individuen zu unterscheiden sind. Es ist mir noch nicht gelungen, diese doppelt rezessiven Formen zu isolieren.

Die erbliche Zusammensetzung der $ffgg$ -Individuen, welche theoretisch 25 % der Gesamtzahl der Individuen mit fleischfarbenen Augen bilden, könnte durch die folgende Reagenzkreuzung bewiesen werden.

Wird ein solches $ffgg$ -Individuum mit einem homozygoten rotaugigen $ffGG$ -Individuum gekreuzt, dann müssen alle F_1 -Individuen fGg , d.h. rotaugig sein. $FFgg$ - oder F/gg -Individuen müßten bei einer derartigen Kreuzung eine schwarzäugige F_1 ergeben. Diese Reagenzkreuzungen sind noch nicht ausgeführt worden.

1. Schwarzäugiger-gelbäugiger Typus

Eine große Anzahl Kreuzungen zwischen diesen beiden Typen wurden von ARENDSSEN HEIN und später von mir vorgenommen. Schon bald ergab sich, daß die beiden reziproken Kreuzungen nicht gleicher Art waren. Wird der schwarzäugige Typus als die Mutterform ge-

TAB. 18. F_1 DER KREUZUNGEN ♀ GELB \times ♂ SCHWARZ

Versuchsnummer	F_1 -Käfer			
	gelb		schwarz	
	♂	♀	♂	♀
*BL 58	30			26
*BL 59	11			10
*BL 70	25			25
*BL 86	25			39
*BL 102	9			12
*BL 111	10		1	4
*BL 114	11			16
*BL 115	5			4
*BL 131 ^B	25			25
*BL 165	33			20
*BL 174	26			22
*BL 220 ^{DP}	28			16
*BL 221	19			10
*BL 233	11			9
*BL 237	25			20
*BL 237 ^{DP}	21			21
*BL 242	10			18
*Kr 26	28			22
Kr 158	53			68
Kr 164	30			43
Summe	441		1	430

nommen, dann sind alle F_1 -Individuen schwarzäugig. Verwendet man dagegen den gelbäugigen Typus als die Mutterform, dann sind in der F_1 alle Weibchen schwarzäugig, alle Männchen gelbäugig, wie aus Tab. 18 ersichtlich ist.

Beobachtet man in erstgenannten Fall, also bei der Kreuzung ♀ schwarz × ♂ gelb, die Zusammensetzung der F_2 , dann zeigt sich, ohne Rücksicht auf das Geschlecht, annähernd das Verhältnis 3 schwarz: 1 gelb, Tab. 19.

TAB. 19. F_2 DER KREUZUNGEN ♀ SCHWARZ × ♂ GELB

Versuchs- nummer	F ₂ -Kafer				Gesamt- zahl
	gelb		schwarz		
	♂	♀	♂	♀	
*BL 18	32		19	54	105
*BL 19	19		16	115	210
*BL 79	10		8	20	38
*BL 79Dp	8		10	26	44
*BL 90	13	1	8	16	38
*BL 109	12		19	32	63
*BL 166Dp	25	1	21	33	80
*BL 175	35	1	11	73	150
*BL 179	37		34	63	134
*BL 220	31		12	62	135
*BL 221Dn	21	2	22	39	84
*Kr 27	8		5	13	26
* O G	16		17	67	100
Summe	297	5	292	613	1207
Theor. 1 : 3	302		905		
	301,75		905,25		
	m = 8,7		D.m = 0,03		

Fast alle F_2 -Weibchen haben schwarze Augen, während von den F_2 -Männchen ungefähr die Hälfte schwarzäugig, die andere Hälfte gelbäugig ist.

TAB. 20. F_2 DER KREUZUNGEN ♀ GELB \times ♂ SCHWARZ

Versuchs- nummer	F_2 -Käfer				
	gelb		schwarz		Gesamt- zahl
	♂	♀	♂	♀	
*BL 58	18	10	9	13	50
*BL 59	6	16	11	5	38
*BL 70	11	14	10	15	50
*BL 86	18	12	15	13	58
*BL 102	14	23	12	12	61
*BL 111	25	18	15	30	88
*BL 114	17	11	17	12	57
*BL 115	16	11	9	7	43
*BL 131 ^B	31	30	29	23	113
*BL 165	7	5	5	6	23
*BL 220 ^{Dp}	17	26	24	16	83
*BL 221	13	7	16	19	55
*BL 233	29	32	34	21	116
*BL 237 ^{Dp}	3	3	5	1	12
*BL 242	20	12	24	17	73
*Kr 26	4	5	4	3	16
Summe	249	235	239	213	936

In der F_2 der Kreuzung ♀ gelb \times ♂ schwarz treten schwarzäugige und gelbäugige Individuen in gleicher Anzahl und gleichmäßiger Verteilung bei den beiden Geschlechtern, auf, Tab. 20.

Der hier besprochene Fall entspricht vollkommen dem klassischen Beispiel der geschlechtsgebundenen Vererbung d.h. der Kreuzung zwischen rotäugiger und weißäugiger *Drosophila*. Gleichwie dort sind auch hier die Erscheinungen nur zu erklären durch die Annahme, daß die gelbe Augenfarbe von einem geschlechtsgebundenen rezessiven Erbfaktor bedingt wird, den ich mit h bezeichne. Auf S. 135 und S. 137 des bekannten MORGAN—NACHTSHEIMSchen Lehrbuchs (52) finden sich die Schemata für die Kreuzungen zwischen rotäugiger und weißäugiger *Drosophila*. Ersetzt man in diesem Schema W durch H und w durch h , dann geben sie vollkommen die Erscheinungen bei *Tenebrio* wieder.

Auf Grund der Kreuzungsergebnisse muß man schließen, daß das männliche Geschlecht hier heterogametisch ist, eine Schlußfolgerung, die übrigens auch schon SIRKS (73) S. 255, bei der Erwähnung der vorläufigen Mitteilungen ARENDSSEN HEINS (2), machte. Diese Schlußfolgerung wird durch zytologische Befunde vollkommen bestätigt. Miss STEVENS (74) wies beim Männchen der *Tenebrio molitor* L. ein Heterochromosom nach. Die diploide Chromosomenzahl beträgt 20; $18 + 2 X$ für das Weibchen, $18 + X + Y$ für das Männchen. Es darf also als eine feststehende Tatsache betrachtet werden, daß bei *Tenebrio* die Geschlechtsbestimmung nach dem $XX - XY$ -Mechanismus erfolgt.

Mit diesen Tatsachen sind die noch zu besprechenden Resultate der Kreuzungen rot \sim gelb und fleischfarben \sim gelb in völliger Übereinstimmung. Eine Tatsache verdient noch die Aufmerksamkeit. Aus Tab. 18 und Tab. 19 wird ersichtlich, daß in der F_1 der Kreuzung ♀ gelb \times ♂ schwarz vereinzelte schwarzäugige Männchen auftreten, während in der F_2 der Kreuzung ♀ schwarz \times ♂ gelb, gelbäugige Weibchen vorkommen (s. Tab. 19, Nr: BL 90, BL 166Dp, BL 175, BL 221Dp).

Diese Ausnahmismännchen und -- Weibchen dürften auf non-disjunctions zurückzuführen sein, BRIDGES (21), und MORGAN (52).

5 Gelbäugiger \sim rotäugiger Typus

Wie bei der vorigen, so treten auch bei diesen Kreuzungen Komplikationen auf, indem der Faktor *H* und sein Allelomorph *h* im Ge-

TAB. 21. F_1 DER KREUZUNGEN ♀ GELB \times ♂ ROT

Versuchsnummer	F ₁ -Käfer				Gesamtzahl
	gelb		schwarz		
	♂	♀	♂	♀	
*BL 93	20	1(?)		25	46
*BL 117	29			29	58
*BL 254	42			25	67
*BL 255	31			13	44
*BL 256	26			14	40
Kr 174	12			9	21
Summe	160	1		115	276

schlechtschromosom lokalisiert sind. Auch hier sind die beiden reziproken Kreuzungen nicht gleicher Art. Wird der rotaugige Typus als Mutterform verwendet, dann sind alle F_1 -Individuen schwarzäugig. Dagegen sind bei der reziproken Kreuzung ♀ gelb \times ♂ rot alle F_1 -Weibchen schwarzäugig, alle F_1 -Männchen gelbäugig, Tab. 21.

Fig. 23 und Fig. 24 stellen in schematischer Weise die hier besprochenen Erscheinungen dar. In diesem Schema bezeichne ich mit einem o, daß das Y Chromosom in genetischer Hinsicht „leer“ ist. Der einzige Unterschied von dem bekannten MORGANSchen Schema s. S. 93, ist der, daß bei dieser Kreuzung zwei Erbfaktoren, ein autosomaler (F) und ein geschlechtsgebundener (H) beteiligt sind

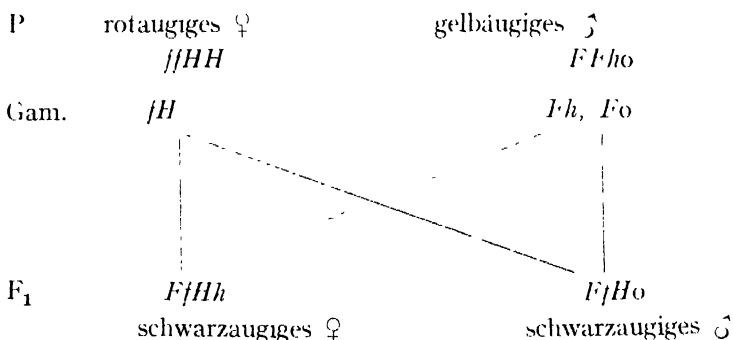


FIG. 23. Kreuzung zwischen rotaugigem *Leucina* Weibchen und gelbäugigem Männchen.

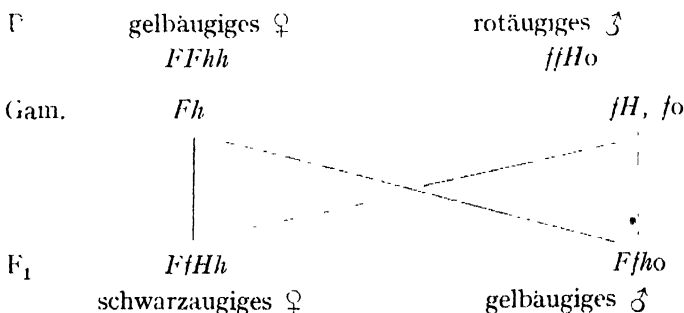


FIG. 24. Kreuzung zwischen gelbäugigem *Leucina* Weibchen und rotaugigem Männchen.

Die F_2 der Kreuzung ♀ rot \times ♂ gelb weist eine Spaltung in 9 schwarz : 3 rot : 4 gelb auf.

TAB. 22. F₂-GENERATIONEN DER KREUZUNG ♀ ROT × ♂ GELB

Versuchs- nummer	F ₂ -Käfer						Gesamt- zahl
	schwarz		gelb		rot		
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
*BL 106	13	24	18	—	2	8	65
*BL 151	29	46	30	—	14	16	135
*BL 257	23	36	25	—	2	12	98
*BL 258	9	19	12	—	1	2	43
Summe	71	125	85	—	19	38	341
	199		85		57		.
Theor. 9 : 4 : 3	191,8		85,3		63,9		

Mit Rücksicht auf die unter 1), S. 86 und unter 4), S. 91 behandelten Kreuzungsergebnisse lag eine solche dihybride Spaltung auch sehr nahe.

Das 9 : 3 : 1 Verhältnis weist darauf hin, daß die *ftho*-Individuen phänotypisch gelbäugig sind. Es ist noch nicht gelungen diese doppelt rezessive Kombination zu isolieren. Eine Reagenzkreuzung auf diesen Typus wurde in der Rückkreuzung mit homozygoten rotäugigen Weibchen bestehen. Die *ffho*-Individuen müssen in diesem Falle eine rotaugige F₁ ergeben, während die *Ffho* oder *Ftho*-Individuen eine schwarzäugige F₁ ergeben müßten.

Beobachtet man in der vorhin genannten F₂ die Verteilung der Augenfarben bei den beiden Geschlechtern, dann ergibt sich folgendes Tab. 23.

Die Weibchen sind entweder schwarzäugig oder rotaugig; schwarz : rot = annähernd 3 : 1.

Die Männchen sind schwarz-, rot- oder gelbäugig; schwarz : rot : gelb = annähernd 3 : 1 : 4.

TAB. 23. VERTEILUNG DER AUGENFARBEN BEI DEN BEIDEN GESCHLECHTERN IN DER F₂ DER KREUZUNG ♀ ROT × ♂ GELB

	schwarz	rot	gelb
♂	74	19	85
♀	125	33	—

Theoretisch geht diese Verteilung der Augenfarben unmittelbar aus dem F_2 -Kombinationsschema hervor. Man muß dabei berücksichtigen, daß das F_1 -Weibchen die Gameten FH , Fh , fH und fh bildet, während diejenigen des F_1 -Männchens FH , fo , fH , fo sind, Fig. 23.

In Tab. 24 ist diese theoretische Verteilung der Augenfarben bei den beiden Geschlechtern dargestellt.

TAB. 24. THEORETISCHE VERTEILUNG DER AUGENFARBEN BEI DEN BEIDEN GESCHLECHTERN IN DER F_2 DER KREUZUNG ♀ ROT \times ♂ GELB

	schwarz	rot	gelb
♂	3	1	3 + 1
♀	6	2	

Mit 3 + 1 habe ich angeben wollen, daß 25 % der gelbäugigen Männchen die Erbformel $f/h o$ hat. Vergleicht man die auf experimentellem Wege ermittelten Zahlenverhältnisse aus Tab. 23 mit den theoretischen aus Tab. 24, dann ist die Übereinstimmung eine sehr befriedigende.

Untersucht man nun die Zusammensetzung der F_2 der reziproken Kreuzung ♀ gelb \times ♂ rot, dann ergibt sich, daß sie das Verhältnis 125 gelb : 99 schwarz : 30 rot aufweist, Tab. 25.

TAB. 25. F_2 DER KREUZUNGEN ♀ GELB \times ♂ ROT

F ₂ -Käfer							
Versuchs- nummer	schwarz		rot		gelb		Gesamt- zahl
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
BL 93	15	17	4	5	24	27	92
BL 117	16	16	5	3	19	14	73
BL 254	14	21	7	6	17•	24	89
Summe	45	54	16	14	60	65	254
	99		30		125		
Theor. 6 : 2 : 8	95,25		31,75		127		

Die Augenfarben sind bei den beiden Geschlechtern gleichmäßig verteilt. Zieht man in Betracht, daß die F_1 -Weibchen dieser Kreuzung die Gameten FH , Fh , fH und fh bilden, während dieselben für die F_1 -Männchen fo , Fh , fo , fh sind, so folgt daraus, daß die theoretische

Verteilung der Augenfarben bei den beiden Geschlechtern die in Tab. 26 dargestellte sein muß.

TAB. 26. THEORETISCHE VERTEILUNG DER AUGENFARBEN BEI DEN BEIDEN GESCHLECHTERN IN DER F_2 DER KREUZUNG ♀ GELB \times ♂ ROT

	schwarz	rot	gelb
♂	3	1	3 + 1
♀	3	1	3 + 1

Das ermittelte Zahlenverhältnis (s. oben) stimmt mit dem theoretischen annähernd überein. Bei oberflächlicher Betrachtung mutet dieses Verhältnis 6 : 2 : 8 einigermaßen sonderbar an. Durch eine einfache Beweisführung läßt es sich aber leicht auf ein gewöhnliches dihybrides Zahlenverhältnis zurückführen. Man muß dabei berücksichtigen, daß das Y-Chromosom genetisch leer ist. Die Gameten, welche dieses Y-Chromosom enthalten, benehmen sich als ob sie h übertrügen, während sie, wenn das Y-Chromosom sich normal verhielte, H enthalten müßten. Dieses ist der Grund, weshalb die Kombinationen $Ffoh$, $fFoh$, $Ffoh$ und $ffoh$ gelbäugig sind. Verhielte das Y Chromosom sich normal, dann würden die ersten drei Kombinationen schwarzäugig sein, während $ffoh$ rotäugig sein würde. Zieht man diese Tatsachen in Betracht, dann geht das vorhin genannte 6 : 2 : 8 Verhältnis in ein 9 : 3 : 4 Verhältnis über.

Die hier besprochene Kreuzung ergab in der F_2 ziemlich komplizierte Zahlenverhältnisse, weil sie sich auf eine autosomale und eine geschlechtsgebundene Eigenschaft bezog. Die Angabe der Zahlenverhältnisse und die Erwähnung, daß diese mit den theoretisch zu erwartenden übereinstimmen, hätte hier selbstverständlich genügt. Um jedoch die Übereinstimmung zwischen den theoretischen und den beobachteten Zahlenverhältnissen nachdrücklich hervorzuheben, war es notwendig, ein wenig länger bei diesen Tatsachen zu verweilen.

6. Gelbäugiger Typus \sim Typus mit fleischfarbenen Augen

Diese Kreuzungen unterscheiden sich theoretisch in keiner Hinsicht von den unter 5) besprochenen. Ersetzt man in dieser Besprechung rot durch fleischfarben, so ist sie auf die Kreuzung gelb \sim fleischfarben in ihrem vollen Umfang anwendbar.

In Tab. 27, Tab. 28 und Tab. 29 sind die Kreuzungsergebnisse zusammengefaßt.

TAB. 27. F_1 DER KREUZUNGEN ♀ GELB \times ♂ FLEISCHFARBEN

Versuchs- nummer	F ₁ -Käfer				Gesamt- zahl
	gelb		schwarz		
	♂	♀	♂	♀	
*BL 243	10	—	—	15	25
*BL 244	13	—	—	12	25
*BL 245	5	—	—	8	13
*BL 246	7	—	—	11	18
*BL 265	14	—	—	11	25
*BL 266	23	—	—	18	41
*Kr 30	24	—	—	18	42
Kr 138	22	—	—	11	33
Summe	118	—	—	104	222

TAB. 28. F_2 DER KREUZUNGEN ♀ FLEISCHFARBEN \times ♂ GELB

Versuchs- nummer	F ₂ -Käfer						Gesamt- zahl
	schwarz		fleischfarben		gelb		
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
*Kr 80	32	49	11	13	8	—	113
*BL 247	38	53	5	6	28	—	130
*BL 248	22	44	15	12	18	—	111
*BL 250	27	43	17	10	13	—	110
*BL 267	20	46	18	20	13	—	117
*BL 268	38	61	18	9	26	1	153
Summe	177	296	84	70	106	1	734
	473		154		107		

TAB. 29. F_2 DER KREUZUNGEN ♀ GELB \times ♂ FLEISCHFARBEN

Versuchs- nummer	F ₂ -Käfer						Gesamt- zahl
	schwarz		fleischfarben		gëlb		
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
*BL 243	30	40	19	19	32	30	170
*BL 244	34	18	15	30	22	15	134
*BL 245	23	26	13	8	21	24	115
*BL 246	29	27	20	17	23	15	131
*BL 265	7	8	1	2	6	2	26
*BL 266	8	8	4	7	6	6	39
Summe	131	127	72	83	110	92	615
	258		155		202		

Die Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den theoretisch zu erwartenden Zahlenverhältnissen ist ziemlich schlecht. In beiden F_2 -Generationen bleibt die Anzahl gelbäugiger Käfer weit hinter der theoretischen zurück. Die Annahme, daß die Augentypen gelb und fleischfarben nicht korrekt getrennt werden können, genügt hier nicht; zählt man in Tab. 28 die gelben und die fleischfarbenen Individuen zusammen und stellt man sie den schwarzäugigen gegenüber, so ist die Übereinstimmung mit dem dann zu erwartenden 9 : 7 Verhältnis zwar eine bessere, aber noch keineswegs eine befriedigende. Bei dem jetzigen Stand der Untersuchungen muß dieser Punkt unentschieden bleiben.

§ 4. *Der gefleckte Typus*

Im Gegensatz zu den besprochenen vier Augentypen konnte der gefleckte Typus bisher nicht genetisch analysiert werden. ARENSEN HEIN war schon zu der Überzeugung gelangt, daß es nicht möglich war, einen für den gefleckten Typus reinen Stamm zu züchten, ungeachtet der Tatsache, daß für die Weiterzüchtung des Stammes ausschließlich Individuen mit gefleckten Augen verwendet wurden. Immer trifft man neben Tieren mit gefleckten Augen auch rotäugige Tiere an. Ein festes Zahlenverhältnis zwischen diesen zwei Typen läßt sich nicht angeben, wie Tab. 30 zeigt.

TAB. 30. ANZAHL DER ROTAÜGIGEN UND
GEFLECKTÄUGIGEN INDIVIDUEN

Versuchsjahr	rot	gefleckt
*1922	52	58
*1923	38	70
*1924	24	61
*1925	46	56
1926	38	51
1927	57	45

Wie im Obigen schon bemerkt wurde, verwendete ARENSEN HEIN nur geflecktäugige Individuen für die Weiterzüchtung des Stammes.

Seit 1926 habe ich außer den geflecktäugigen Käfern auch die in demselben Stamm auftretenden rotäugigen Käfer untereinander ge-

paart. Dabei zeigte sich mir, daß unter der Nachkommenschaft der rotäugigen Käfer auch wieder geflecktäugige Individuen vorkamen, ihre Anzahl war nicht geringer als bei der Nachkommenschaft der „gefleckten“ Käfer. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist das hier besprochene Merkmal stark fluktuierend variabel, sodaß auch die im Stamm auftretenden rotäugigen Individuen als genotypisch „gefleckt“ betrachtet werden müssen. Um ein solches Merkmal genetisch analysieren zu können, ist es im höchsten Grade wichtig andere weniger variable Merkmale zu ermitteln, welche immer mit dem geflecktäugigen Typus zusammengehen (vgl. S. 26).

Vielleicht ist es auch möglich durch besondere äußere Umstände das Fluktuationsgebiet des gefleckten Auges einzuschränken, wie das z.B. bei *Drosophila*, bei der Mutante „abnormal“ und „reduplicated“ getan wird, MORGAN (50), HOGE (44). Das erbliche Verhalten dieses Augentypus ist infolge vorhin genannter Schwierigkeiten nur noch sehr unvollständig studiert worden. Hinsichtlich der schwarzen Augenfarbe ist der gefleckte Typus vollkommen rezessiv; bei einer Kreuzung mit dem rotäugigen Typus weist die F_1 außer rotäugigen Individuen auch solche mit gefleckten Augen auf. Die F_2 obengenannter Kreuzungen waren zu der Zeit, wo diese Abhandlung in Druck gegeben wurde, noch nicht analysiert worden.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Untersuchungen bilden eine Fortsetzung der im Jahre 1915 von ARFNDSEN HEIN mit *Tenebrio molitor* L. angefangenen Versuche. Sie wurden in den Jahren 1926—1928 im Genetischen Institut der Reichs-Universität zu Groningen vorgenommen. Außer den nachgelassenen Daten ARENDSSEN HEINS sind darin die von dem Verfasser gesammelten Angaben verarbeitet.

Bezüglich der Körperfarbe der Larve kann man drei Typen deutlich unterscheiden, u.z. den orangen, den gelbbraunen und den umbrabraunen Typus. Den beiden erstgenannten Larventypen entspricht ein braunschwarzer, dem letztgenannten ein melanistischer Käfertypus. Es konnte nachgewiesen werden, daß der Larventypus und der dementsprechende Käfertypus vom Vorhandensein desselben Erbfaktors bedingt werden. Bei den Larven dominiert der orange Typus über die beiden anderen; die Reihenfolge der Dominanz ist orange > umbrabraun > gelbbraun. Beim Käfer dagegen dominiert der, der umbrabraunen Larve entsprechende melanistische Typus. Die Kreuzungsergebnisse zeigten, daß die Erbfaktoren, auf deren Vorhandensein obengenannte drei Pigmentierungstypen beruhen, ein tripel allelomorphes System bilden. Der orange Typus wird als AA , der gelbbraune als a_1a_1 , der umbrabraune als a_2a_2 bezeichnet. Der Bastard Aa_2 weist Dominanzwechsel auf, weil im Larvalstadium der orange Typus, im Imaginalstadium dagegen der melanistische Typus dominiert. Es wurde versucht diesen Dominanzwechsel nach den Auffassungen GOLDSCHMIDTS zu erklären und mit der Chromogen-Fermenthypothese der Pigmentbildung zu verbinden.

Eine von ARENDSSEN HEIN entdeckte, aber noch gar nicht analysierte erbliche Kopfanomalie beim Käfer wurde ziemlich eingehend analysiert. Diese Anomalie hat einen sehr komplizierten Charakter; sie unterscheidet sich außer durch eine veränderte Kopfform, Reduktion des Auges, abnormale Anordnung der Augenfazetten, Aus-

wuchse am Kopfpanzer u.s.w., besonders durch den Besitz einer V-förmigen Grube im Chitinpanzer des Schädels, ungefähr in der Mitte zwischen den Augen. Nach dieser Grube wird dieser Typus als „V-Grube“-Typus bezeichnet. Sowohl im Aussehen als im erblichen Verhalten erinnert diese Anomalie stark an die Mutante „deformed“ bei *Drosophila*. Die Larven dieser Anomalie sind an einem hellen U-förmigen Flecken auf der Dorsalseite des Kopfes erkennbar. Die F_2 -Analyse kann hier also zweimal, einmal bei den Larven, und einmal bei den Käfern verrichtet werden. In Hinsicht auf den Normaltypus ist diese Anomalie vollkommen dominant. Die F_2 weist eine 3:1 Spaltung auf. Der Erbfaktor, auf dessen Vorhandensein das Merkmal „V-Grube“ beruht, wird mit *B* bezeichnet. Es hat sich gezeigt, daß zwischen *B* und dem Faktor *g* für den fleischfarbenen Augentypus eine Koppelung besteht (s. unten). Die homozygote Kombination *BBgg* hat eine Lethalwirkung.

Drei erbliche Tarsus- und Antennenanomalien wurden von ARENDSSEN HEIN schon genügend analysiert. Der Typus „abnormaler Tarsus“ unterscheidet sich durch den Besitz eines Tarsus, welcher dadurch mißbildet ist, daß die einzelnen Glieder wie diejenigen eines Fernrohrs ineinander geschoben sind. Beim „reduzierten Typus“ sind die Antennen 10-gliedrig statt 11-gliedrig. Auch die Tarsen besitzen ein Glied weniger als beim Normaltypus. Dieser Typus entspricht der Mutante „dachs“ bei *Drosophila*. Der Typus „abgeplattete Antenne“ zeichnet sich aus durch den Besitz von Antennen, deren Glieder abgeplattet sind und eine starke Neigung zur Fusion zeigen. Ausserdem haben die Käfer dieses Typus ein plumpes Aussehen. All diese drei Typen verhalten sich dem Normaltypus gegenüber als einfache Rezessive.

Auf Grund der von ARENDSSEN HEIN (3) veröffentlichten Kreuzungsergebnisse wurde für diese Typen nachstehendes Faktorenschema aufgestellt.

<i>CCDDEE</i>	Normaltypus
<i>ccDDEE</i>	Typus mit abnormalem Tarsus
<i>CCddEE</i>	Typus mit abgeplatteter Antenne
<i>CCDDec</i>	Reduzierter Typus

Die Faktoren *C*, *D* und *E* spalten unabhängig voneinander.

ARENDSSEN HEIN traf neben dem normalen schwarzen Augentypus noch vier andere Augentypen an u.z. den roten, den fleischfarbenen,

den gelben und den gefleckten. Die von ihm angefangene genetische Analyse dieser Typen wurde zu Ende geführt. Die Augenfarben rot, fleischfarben und gelb sind rezessiv gegenüber schwarz und ergeben in der F_2 eine monofaktorielle Spaltung. Die Kreuzung zwischen schwarzäugiger und gelbäugiger *Tenebrio* verläuft ganz entsprechend der bekannten Kreuzung zwischen rotäugiger und weißäugiger *Drosophila*. Die Kreuzungsergebnisse zeigen, daß der Faktor für gelbe Augenfarbe im Geschlechtschromosom lokalisiert ist und daß das männliche Geschlecht heterogametisch ist. Letztere Schlußfolgerung wird durch die Untersuchungen von Miss STEVENS, die beim *Tenebrio*-Männchen ein Y-Chromosom nachwies, zytologisch bestätigt. Auf Grund der Kreuzungsergebnisse wurde folgendes Faktorenschema aufgestellt.

<i>FFGGHH</i>	schwarzäugiger Typus
<i>ffGGHH</i>	rotäugiger Typus
<i>FFggHH</i>	Typus mit fleischfarbenen Augen
<i>FFGGhh</i>	gelbäugiger Typus.

Weiter ergab sich, daß:

<i>ffggHH</i>	phänotypisch fleischfarben war.
<i>FFgg hh</i>	phänotypisch fleischfarben war.
<i>ffGG hh</i>	phänotypisch gelb war.

Die Faktoren *F*, *G* und *H* spalten unabhängig voneinander. Für *g* konnte Koppelung mit *B* nachgewiesen werden (s. oben).

Der geflecktäugige Typus erwies sich als stark fluktuierend variabel, sodaß eine genetische Analyse bisher nicht möglich war. Gefleckt ist rezessiv gegenüber schwarz.

LITERATURVERZEICHNIS

- (1) ARENDSSEN HEIN, S. A., Technical experiences in the breeding of *Tenebrio molitor*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Vol. XXIII, 1920, S. 193.
- (2) ARENDSSEN HEIN, S. A., Studies on variation in the mealworm, *Tenebrio molitor*. I Biological and genetical notes on *Tenebrio molitor*. Journ. Gen., Vol. X, 1920, S. 227.
- (3) ARENDSSEN HEIN, S. A., Studies on variation in the mealworm *Tenebrio molitor*. II Variations in tarsi and antennae. Journ. Gen, Vol. XIV, 1924, S. 1.
- (4) ARENDSSEN HEIN, S. A., Larvenarten von der Gattung *Tenebrio* und ihre Kultur (Col.). Ent. Mitt., Bd XII, 1923, S. 121.
- (5) ARENDSSEN HEIN, S. A., Selektionsversuche mit Prothorax- und Elytravariationen bei *Tenebrio molitor*. Ent. Mitt., Bd XIII, 1924, S. 153 u. 243.
- (6) BACHMETJEW, P., Experimentelle entomologische Studien. Bd 1 Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig, 1901.
- (7) BANTA, A. M., und GORTNER, R. A. Induced modification in pigment development in *Spelerpes* larvae. The Ohio Naturalist, Vol. 13, 1913.
- (8) BAUMANN, P., Neue Farbentonkarte, System Prase. Aue i. Sa., 1912.
- (9) BERLESE, A., Gli insetti, Vol. 1, Embriologia e morfologia. Milano, 1909.
- (10) BERTRAND, G., Recherches sur la mélanogénèse. Bull. Soc. Chim. Paris, année 1908, 4me série, T. III, S. 335.
- (11) BIEDERMANN, W., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der

- Verdauung. I Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*. Pflüger's Archiv, Bd 72, 1898.
- (12) BLOCH, B., Über Pigmentbildung im Tierkörper. Verhandl. d. schw. naturf. Ges., 1917.
- (13) BLOCH, B., und RYHNER, P., Histochemische Studien im überlebenden Gewebe über fermentative Oxydation und Pigmentbildung. Z. f. d. ges. exp. Med., Bd V, 1917, S. 179.
- (14) BLOCH, B., Das Problem der Pigmentbildung in der Haut. Arch. f. Derm. u. Syph. Bd CXXIV, 1917, S. 129.
- (15) BLOCH, B., und LÖFFLER, W., Untersuchungen über die Bronze-färbung der Haut bei der Addisonschen Krankheit. Dtsch. Arch. f. kl. Med., Bd CXXI, 1917, S. 262.
- (16) BORN, P., Über die von Oswald Heer beschriebenen Caraben der Schweiz. Mitt. Schweiz. ent. Ges., Bd 12, 1916.
- (17) BOWATER, W., Heridity of melanism in Lepidoptera. Journ. Gen., Vol. III, 1913/'14.
- (18) BREITENBECHER, J. K., The genetic evidence of a multiple allelomorph system in *Bruchus* and its relation to sex-limited inheritance. Genetics, Vol. VI, 1921, S. 65.
- (19) BREITENBECHER, J. K., A red-spotted, sex-limited mutation in *Bruchus*. An. Nat., Vol. 57, 1923, S. 59.
- (20) BREITENBECHER, J. K., Sex-limited bilateral asymmetry in *Bruchus*. Genetics, Vol. X, 1925, S. 261.
- (21) BRIDGES, C. B., Non-disjunction as Proof of the chromosome Theory of Heridity. Genetics, Vol. I, 1916, S. 1 und S. 107.
- (22) BRIDGES, C. B., und MORGAN, T. H., Contributions to the genetics of *Drosophila melanogaster*. II The second chromosome group of mutant characters. Carn. Inst. Wash. Publ., 278, 1919.
- (23) BRIDGES, C. B., und MORGAN, T. H., The third chromosome group of mutant characters of *Drosophila melanogaster*. Carn. Inst. Wash. Publ., 327, 1923.
- (24) DEWITZ, J., Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Suppl. Bd 1902.

- (25) ENTEMAN, WILHELMINE M., Coloration in *Polistes*. Carn. Inst. Wash. Publ., 19, 1904.
- (26) FRÉDÉRICQ, L., Sur le sang des insectes. Bull. d. l'ac. Roy. d. Belg., III série, T. 1, 1881.
- (27) FREDERIKSE, A. M., Rudimentary parthenogenesis in *Tenebrio molitor* L. Journ. Gen., Vol. XIV, 1924, S. 93.
- (28) FREDERIKSE, A. M., Species crossing in the genus *Tenebrio*. Journ. Gen., Vol. XVI, 1926, S. 353.
- (29) FRENZEL, J., Bau und Thätigkeit des Verdauungscanals der Larve des *Tenebrio molitor*. Berl. ent. Zeitschr., Bd XXV, 1882.
- (30) FURTH, O. v., und SCHNEIDER, H., Über tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Holmeister's Beitr. z. chem. Physiol. u. Path., Bd 1, 1901, S. 229.
- (31) GESSARD, C., Sur la formation du pigment mélanique dans les tumeurs du cheval. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 136, 1903.
- (32) GESSARD, C., Tyrosinase de la mouche dorée. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 139, 1904.
- (33) GOLDSCHMIDT, R., Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Wilhelm Roux' Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. H. XXIV, 1920.
- (34) GOLDSCHMIDT, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. III Der Melanismus der Nonne *Lymantria monacha* L. Z. f. ind. A. u. V., Bd 25, 1921, S. 89.
- (35) GOLDSCHMIDT, R., Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin, 1927.
- (36) GORTNER, R. A., The origin of the brown pigment in the integuments of the larva of *Tenebrio molitor*. Journ. Biol. Chem., Vol. VII, 1909/1910, S. 365.
- (37) GORTNER, R. A., Studies on melanin. III The inhibitory action of phenolic substances upon tyrosinase. Journ. Biol. Chem., Vol. X, 1911/1912, S. 113.
- (37a) GORTNER, R. A., Studies on melanin. IV Origin of pigment and

- color pattern in the elytra of the Colorado potato beetle. Amer. Nat., Vol. 40, 1911, S. 743.
- (38) HAECKER, V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena, 1918.
- (39) HAECKER, V., Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik. Bibliogr. Gen., Bd I, 1925.
- (40) HASEBROEK, K., Die Dopaoxydase, ein neues melanisierendes Ferment im Schmetterlingsorganismus. Biol. Centr., Bd 41, 1921.
- (41) HASEBROEK, K., Zur Entwicklung der schwarzen Flügelfärbung der Schmetterlinge, speziell beim Melanismus. Arch. f. Entw. Mech. d. Org., Bd 52, 1922.
- (42) HASEBROEK, K., Untersuchungen zum Problem des neuzeitlichen Melanismus der Schmetterlinge. Fermentforschung, Bd 5 1921, S. 1 und S. 297.
- (43) HENKE, K., Die Färbung und Zeichnung der Feuerwanze *Pyrrhocorus apterus* L. und ihre experimentelle Beeinflußbarkeit. Z. f. vergl. Physiol., Bd 1, 1924 (- Abt. C, Z. f. wiss. Biol.)
- (44) HOGE, M. A., The influence of temperature on the development of a Mendelian character. Journ. exp. Zool., Vol. 18, 1915.
- (45) KERSCHNER, TH., Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von *Tenebrio molitor* L. Zool. Jahrb. Anat., Bd 36, 1913, S. 337.
- (46) KRÜGER, E., Über die Entwicklung der Flügel der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer. Diss. Inaug. Göttingen, 1898. Ref. in: Biol. Centr., Bd 19, 1899, S. 779.
- (47) LANDOIS, H., und THELEN, W., Zur Entwicklungsgeschichte der facettierten Augen von *Tenebrio molitor* L. Z. f. wiss. Zool., Bd 17, 1867, S. 34.
- (48) LENGGERKEN, H. v., Prothetelie bei Coleopterenlarven (Metathelie) 2. Beitrag. Zool. Anz., Bd LIX, 1924, S. 323.
- (49) LINDEN, GRÄFIN M. v., Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen. Z. f. wiss. Zool., Bd 82, 1905.

- (50) MORGAN, T. H., The rôle of the environment in the realization of a sex-linked Mendelian character in *Drosophila*. Amer. Nat., Vol. 49, 1915, S. 385.
- (51) MORGAN, T. H., and BRIDGES, C. B., Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carn. Inst. Wash. Publ., 237, 1916.
- (52) MORGAN, T. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von Hans Nachtsheim. Berlin, 1921.
- (53) MORGAN, T. H. BRIDGES, C. B., STURTEVANT, A. H., The genetics of *Drosophila*. Bibliogr. Gen., Bd II, 1925.
- (54) OUDEMANS, J. TH., De Nederlandsche Insecten. Zutphen, 1900.
- (55) PEARL, R., Experimental studies on the duration of life. I—X. Amer. Nat., Vol. 55, 1921, Vol. 56, 1922, Vol. 57, 1923, Vol. 58, 1924.
- (56) PHISALIX, G., Sur le changement de coloration des larves de *Phyllodromia germanica*. C. R. soc. Biol., Vol. LIX, 1905.
- (57) PLOTNIKOW, P., Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Z. f. w. Zool., Bd 76, 1904.
- (58) PRUTHI, HEM SINGH, Studies on insect Metamorphosis. I Prothetely in mealworms (*Tenebrio molitor*) and other insects. Effects of different temperatures. Proc. Cambr. Phil. Soc. (Biol. Sc.), Vol. I, 1924.
- (59) PRZIBRAM, H., und BRECHER, LEONORE, Ursachen tierischer Farbkleidung. I Vorversuche an Extrakten. Arch. f. Entw. Mech. d. Org., Bd 45, 1919, S. 83.
- (60) PRZIBRAM, H., Ursachen tierischer Farbkleidung. II Die Theorie. Ebenda, S. 199.
- (61) PRZIBRAM, H., und DEMBOWSKI, J., Ursachen tierischer Farbkleidung. III Konservierung von Tyrosinase durch Luftabschluß. Ebenda, S. 260.
- (62) PRZIBRAM, H., DEMBOWSKI, J. und BRECHER, LEONORE, Ursachen tierischer Farbkleidung. IV Einwirkung von Tyrosinase auf „Dopa“. Arch. f. Entw. Mech. d. Org., Bd 48, 1921, S. 140.
- (63) RENGEL, C., Über die Veränderungen des Darmepithels bei

- Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Z. f. wiss. Zool., Bd 62, 1896.
- (64) RENGGER, J. R., Physiologische Untersuchungen über die thierische Haushaltung der Insekten. Tübingen, 1817.
- (65) RIDDLE, O., Our knowledge of melanin colour formation and its bearing on the mendelian description of heredity. Biol. Bull., 16, 1909.
- (66) ROCQUES, F., Sur la variation d'une enzyme oxydante pendant la métamorphose chez un Trichoptère. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 119, 1909.
- (67) SACCARDO, P. A., Chromotaxia seu nomenclator colorum polyglottus additis speciminibus ad usum Botanicorum et Zoologorum, Editio Altera, Pavia, 1894.
- (68) SALING, TH., Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor*. Diss. Inaug., Marburg, 1906.
- (69) SCHMALFUß, H., und WERNER, H., Über das Hautskelett von Insekten. Ber. d. Dtsch. chem. Ges., Bd 58 (2), 1925, S. 2763.
- (70) SCHMALFUß, H., und WERNER, H., Chemismus der Entstehung von Eigenschaften. Z. f. i. A. u. V., Bd 41, 1926.
- (71) SCHMALFUß, H., Vererbung, Entwicklung und Chemie, nebst entwicklungschemischen Untersuchungen an Organismen. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1928, S. 209.
- (72) SCHRÖDER, CH. Handbuch der Entomologie. Bd I. Jena, 1912.
- (73) SIRKS, M. J., Handboek der algemeene Erfelykheidsleer. 's Gravenhage, 1922.
- (74) STEVENS, N. M., Studies on spermatogenesis. Carn. Inst. Wash. Publ., 36, Part 1, 1906.
- (75) TANAKA Y., A study of mendelian factors in the silkworm *Bombyx mori*. Journ. Coll. Tohoku Imp. Univ. Sapporo, 1913.
- (76) TOWER, W. L., Colors and Color patterns of Coleoptera. Dec. Publ. Univ. Chicago, first series, X, 1903.
- (77) TOWER, W. L., An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. Carn. Inst. Wash. Publ., 48, 1906.

- (78) VERNE, J., Les pigments dans l'organisme animal. Paris, 1926.
- (79) WHITING, P. W., Rearing meal-moths and parasitic wasps for experimental purposes. Journ. Her., Vol. XII, 1921.
- (80) ZULUETA, A. DE, La herencia ligada al sexo en el coléoptera *Phytodecta variabilis* (Ol.). „Eos”, Revista Española de Entomología, 1, 1925.

ERKLÄRUNG DER FARBIGEN TAFEL PL. I

1. gelbbraune Larve
 2. orange Larve
 3. umbrabraune Larve
 4. Puppe des orange Typus
 5. Puppe des umbrabraunen Typus
 6. F1-Bastard zwischen 4 und 5.
 - 7 -10 Gelber, fleischfarbener, roter, gefleckter Augentypus
Lateralansicht des Kopfes
- 1 2 und 3 V - ± 3 4, 5 und 6 V 6 7 10 V 6 x

KARYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN LINSEN—WICKEN—BASTARDEN

door H. BLEIER

Wageningen, Instituut voor Plantenveredeling
(Eingegangen 20 Apr. 1928)

Häufig wurden von Landwirten in Linsensaatens Wickenpflanzen beobachtet und als Bastarde zwischen Linse und Wicke angesehen. FRUWIRTH (1920) gibt eine Zusammenstellung der ihm bekannt gewordenen Fälle in Oesterreich. Diese angeblichen Linsen-Wicken-Bastarde glichen vollkommen der Wicke, nur der Samen war etwas Linsen-ähnlich, flacher. Das Vorkommen flachsamer Wicken-sorten ist bekannt. FRUWIRTH kam ursprünglich in seiner Arbeit zu dem Schluß, daß die angeblichen Bastarde aus Beimischung von Wickensamen zu dem Linsensaatgut entstanden und keine Bastarde waren.

Um die immer wieder von Praktikern behauptete Meinung, daß in Linsensaatens natürliche Linsen-Wicken-Bastarde gefunden wurden, experimentell zu prüfen, versuchte FRUWIRTH die künstliche Bastardierung. Sie ist ihm, und ebenso TSCHERMAK, nie gelungen. Da die Bastardierungstechnik Schwierigkeiten bietet, stellte FRUWIRTH (1923) Versuche an, um durch Begünstigung der natürlichen Bastardierung die Frage erneut zu prüfen. Er baute 2 Linsenformen abwechselnd mit 2 Wickenformen in Reihen nebeneinander an. Im nächsten Jahr wurden von je 10 Pflanzen dieser 2 Wicken- und 2 Linsenformen die Samen in Reihen nach Pflanzen gesät. Aus den Samen von Wickenpflanzen entstanden Wicken, aus den Linsensamen neben Linsen auch einige typische Wickenpflanzen, die vollkommen fertil waren, sich in der Blattform von einander unterschieden und Samen gaben, die nicht rund, wie bei den zum Versuch verwendeten Wickensorten, sondern abgeflacht den Linsen ähnlich waren. Auch

hatten die 2 Linsenformen untereinander bastardierte. Auf Grund dieser Versuchsergebnisse gelangte FRUWIRTH jetzt zur Überzeugung, daß natürliche Bastarde zwischen Linse ♀ und Wicke ♂ aufgetreten waren, die fertil waren, ganz dem Vater glichen, nur in der Samenform etwas an die Mutter erinnerten und in den folgenden Generationen nicht spalteten. Es lag also ein Fall von Patrogenesis (nach COLLINS und KEMPTON 1916) vor. Die Mendelschen Vererbungsregeln bieten keine Möglichkeit ihn zu erklären.

WEESE (1924) machte auf dem Weg der anatomischen Untersuchung der Samen der Bastarde den Versuch, ob sich die Bastardnatur, die morphologisch nicht zu erkennen war, sondern nur aus der Abstammung erschloßen werden konnte, anatomisch nachweisen

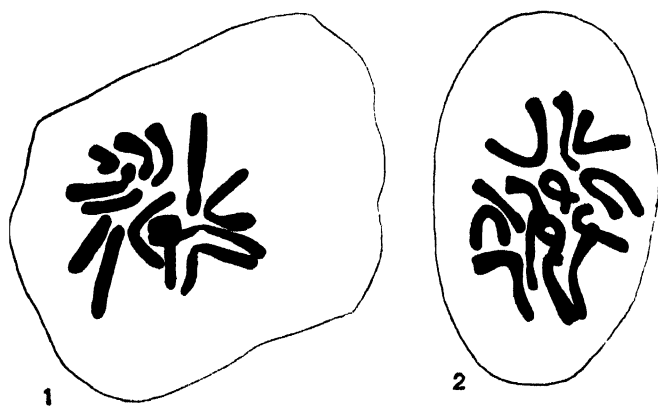


Fig. 1 und 2. *Lens esculenta*, Wurzelspitzen, Metaphasen Pollenmutterzellen nach Carnoy, Wurzelspitzen nach Nawaschin fixiert. Eisen-Haematoxylinfärbung. Vergrößerung ca. 2000 \times .

lasse. Da die Arbeit an einer wenig zugänglichen Stelle publiziert wurde, sei sie hier kurz referiert. Der anatomische Aufbau der Samenschale zeigt zwischen den beiden Arten Linse und Wicke keine großen Verschiedenheiten, die dadurch noch geringeren diagnostischen Wert besitzen, daß die Zelltypen innerhalb der Art sehr stark variieren (Abbildungen bei FRUWIRTH, 1915). Bei den als Eltern in Betracht kommenden Sorten konnten aber doch einige Unterscheidungsmerkmale festgestellt werden. Die Palisadenzellen der Wicken besitzen ein doppelkegelförmiges Lumen, die der Linsen ein kegelförmiges; die Palisadenzellen der Wicken sind höher und

breiter als bei den Linsen. Die Palisadenzellen der Bastard-Samen stimmten im Bau mit den der Wicken überein. Die Trägerzellen und das Schwammparenchym glichen ebenfalls den Wicken. Die Farbstoffverteilung bei den Bastarden liess sich nicht zur Diagnose verwerten. Die Grösse der Stärkekörner näherte sich mehr der der Linsen, dagegen trat Spaltenbildung der Stärke wie bei der Wicke auf. Im ganzen stimmt der anatomische Bau der Bastardsamen mit dem der Wicke überein. Die Anatomie zeigte also wie die Morphologie rein väterliche Vererbung.

Als wertvolles Hilfsmittel zur Aufklärung von Vererbungserscheinungen, die von den Mendelschen Regeln abweichen, hat sich in den letzten Jahren die Karyologie bewährt. Man durfte auch für den vorliegenden Fall eine Klärung erwarten, da sich beide Eltern in ihren Chromosomen erheblich unterscheiden. Herr Hofrat FRUWIRTH hat mir in liebenswürdiger Weise Samen der Bastarde und der Eltern zur Verfügung gestellt.

Lens esculenta Mönch besitzt 14 Chromosomen somatisch. Durch die Untersuchungen von SAKAMURA (1920) und HEITZ (1926) war dies schon bekannt. In Figur 1 und 2 sind Metaphasen aus Wurzelspitzen der Linse abgebildet. Die Figuren lassen nur die Chromosomenzahl erkennen, geben aber kein wirkliches Bild der Länge der einzelnen Chromosomen, da die Längsachsen der Chromosomen nicht in einer Ebene liegen. Ich konnte keine Äquatorialplatte finden, in der die Chromosomen sich nicht zum Teil überdeckten oder in verschiedenen Ebenen lagen. Es lässt sich aber erkennen, dass die Chromosomen der Linse relativ langgestreckt sind.

Viel deutlicher sind die Grössenverhältnisse der Chromosomen von *Vicia sativa*. Sie besitzt 6 Chromosomenpaare von verschiedener Grösse (Figur 3), die auch deutlich in der heterotypen Meta- und Anaphase der Pollenmutterzellen sichtbar sind (Figur 4 und 5). Dagegen lassen sich in den Stadien der späten Prophase der heterotypen Teilung (Figur 6 und 7) die Grössenunterschiede der Chromosomen nicht erkennen; in dem früheren (Figur 6) der beiden abgebildeten Stadien lässt sich noch nicht einmal die Chromosomenzahl richtig feststellen. An den Chromosomen in somatischen Zellen waren manchmal Einschnürungen und Satelliten sichtbar (Figur 3 und Figur 8 und 9); doch sind sie nicht immer zu sehen. Auch scheinen die Einschnürungen und Abschnürungen nicht immer an der gleichen

Stelle aufzutreten. Die Kernplatte, die SVESHNIKOVA (1927) von *Vicia sativa* gibt, zeigt andere Einschnürungsverhältnisse als ich sie in meinen Präparaten sah. Das Auftreten und die Stelle der Einschnürungen scheinen nach meinen Beobachtungen ziemlich stark zu

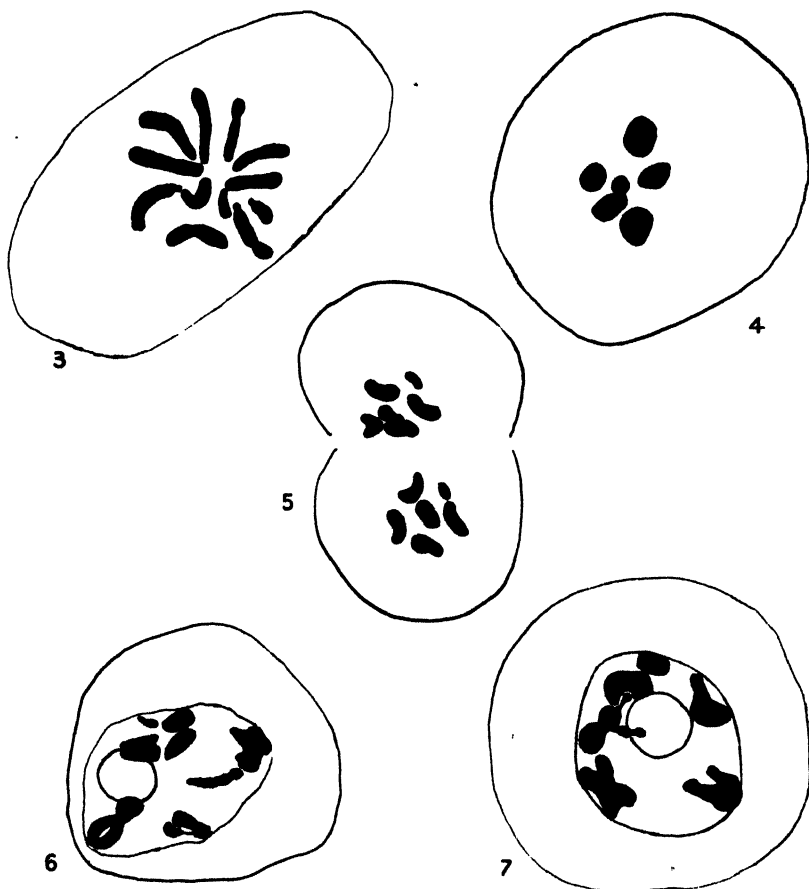


Fig. 3—7. *Vicia sativa*; Fig. 3. Wurzelspitze, Metaphase; Fig. 4—7. Pollenmutterzellen; 1ig. 4. Metaphase; Fig. 5. Anaphase der heterotypen Teilung; Fig. 6 und 7. Prophase.

variieren und nicht so konstante Merkmale zu sein, wie SVESHNIKOVA annimmt.

Die Linsen-Wicken-Bastarde besitzen Chromosomen in gleicher Zahl und Grösse wie die Wicke (Figur 8, 9, 10). In einer von den 2 Pollenmutterzellen von Figur 10 sind die Partner des einen der 6

Gemini getrennt und deshalb 7 Einheiten zu sehen. Die Reduktionsteilung verläuft ganz normal. Unterschiede zwischen den Chromosomen der Wicken und der Bastarde konnte ich nicht finden.

Die Bastarde sind nach ihrem Aussehen, der Anatomie ihres Samens und ihren Chromosomen nicht von Wicken zu unterscheiden. Handelt es sich also wirklich um Bastarde? Die Frage lässt sich auf Grund der karyologischen Untersuchung weder bejahen, noch verneinen.

Dagegen muss man aber aus dem Angaben FRUWIRTHS schliessen, dass tatsächlich natürliche Bastarde entstanden waren, da die

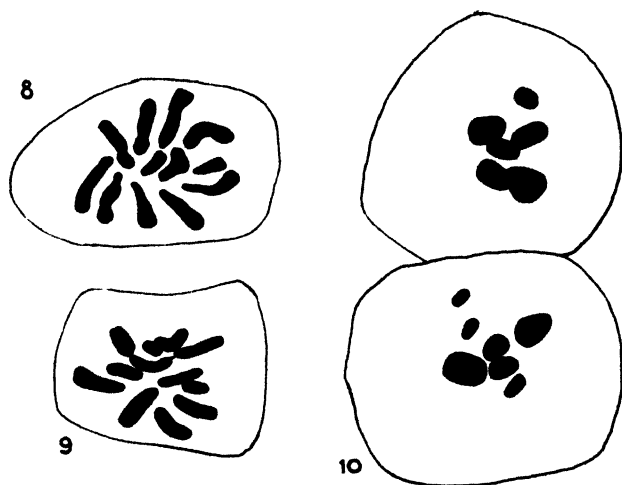


Fig. 8–10. Linsen-Wicken-Bastard. Fig. 8 und 9. Wurzelspitze, Metaphase; Fig. 10. Pollenmutterzellen, Metaphasen der heterotypen Teilung.

Bastardpflanzen aus Linsensamen erwachsen waren und auch nicht im Aussehen mit den beiden Wickenformen übereinstimmten.

Lagen also wirkliche Bastarde zwischen Linse und Wicke vor, so mussten auf irgend eine Weise, — wie, darüber zu spekulieren hat vorläufig keinen Zweck —, nach der Befruchtung die Linsen-Chromosomen eliminiert, die Wickenchromosomen verdoppelt worden sein. Die Wickenchromosomen geben dem Bastard das Aussehen von Wicken.

Wie steht es mit den anderen bekannten Fällen von „faux hybrides“? MILLARDET (1894) teilt mit, dass er nach Bastardierung von verschiedenen *Fragaria*-Arten Bastarde erhalten habe, die ganz dem

Vater oder der Mutter glichen. Diese, von gewöhnlichen Bastardierungen abweichenden Vererbungserscheinungen bezeichnet er als „fausse hybridisation“. Eine ausführliche, kritische Besprechung ist bei MANGELSDORF und EAST (1927) enthalten.

SOLMS-LAUBACH (1907) wiederholte die Versuche MILLARDETS und glaubte die Ergebnisse bestätigen zu können. Allerdings ist beiden Untersuchern entgangen, dass die Vererbungsverhältnisse sich nicht prinzipiell von gewöhnlichen unterscheiden, sondern nur einen Fall von fast voller Dominanz des Vaters darstellen (vergl. ICHIJIMA 1926) oder die Möglichkeit nicht gelungener Bastardierung gegeben war; die Bezeichnung „faux hybrides“ war also nicht am Platze. SOLMS-LAUBACH gibt sogar einige Merkmale an, durch die sich die angeblich rein väterlichen Bastarde (*Fragaria virginiana* \times *elator*) von *F. elator* unterscheiden: bei ♀ Pflanzen waren die Blüten kleiner, die Blätter unterseits fast haarlos, auf der Oberseite zwischen den Seitenrippen weniger emporgewölbt und die Farbe mehr bläulichgrün; alle Pflanzen waren vollkommen steril, gaben keine Früchte.

LONGLEY (1926) hat erneut die Bastardierungsverhältnisse bei Erdbeeren geprüft und dabei die Chromosomenverhältnisse berücksichtigt. Bei einem Bastard F_1 *Fragaria vesca* ($x = 7$) \times *F. Chiloensis* ($x = 28$), der ganz der Mutter glich, fand er 7 bivalente Chromosomen bei der Reduktionsteilung. Er nimmt an, dass die Pflanze durch Parthenogenesis entstanden ist. Aus der Bastardierung *Fragaria vesca* ($x = 7$) \times hort. var. *Aroma* ($x = 28$) erhielt er eine Pflanze mit 7 Bivalenten und Aussehen wie die Mutter und eine Pflanze mit 28 Bivalenten und Aussehen wie der Vater. Parthenogenesis und Patrogenesis werden als Entstehungsursache angenommen.

Aber beide Fälle können einer scharfen Kritik nicht standhalten. MANGELSDORF und EAST (1927) haben unter Anwendung der grössten Vorsichtsmassregeln die Vererbungsverhältnisse der Erdbeeren in grossem Umfang untersucht. Sie konnten keinen Fall nachweisen, bei dem rein väterliche oder rein mütterliche Vererbung vorlag. Bei allen Fällen, die als „faux hybrides“ gelten könnten, war die Möglichkeit, dass es sich um keine Bastarde sondern um Pflanzen aus beigemengten Samen oder Samen nach Selbstbefruchtung handelte, nicht ausgeschlossen. Noch viel grössere Möglichkeit derartiger Fehlerquellen ist in den Versuchen MILLARDETS und LONGLEYS gegeben, da deren Versuchsanstellung sie nicht ausschaltete.

ICHIJIMA (1926) fand bei Bastarden zwischen verschiedenchromosomigen Erdbeeren, dass sie als Chromosomenzahl die Summe der Chromosomen beider Eltern besaßen.

Bei der Erdbeere kann also bisher kein einziger Fall von rein väterlicher oder rein mütterlicher Vererbung mit Sicherheit nachgewiesen werden. Rein mütterliche Vererbung kann aber nach Bastardierung vorkommen. GAINES und AASE (1926) beobachteten nach Bastardierung von *Triticum compactum* \times *Aegilops cylindrica* eine F_1 -Pflanze, die der Mütter glich, aber 99,8 % Sterilität besaß. Die Pflanze war haploid und bildete bei der Reduktionsteilung keine Gemini sondern 21 Univalente.

CLAUSEN und MANN (1924) erhielten bei Bastardierung von *Nicotiana Tabacum* mit *N. sylvestris* neben wirklichen Bastarden 2 Pflanzen, die in allen Merkmalen mit der Mutter übereinstimmten, nur im Ganzen verkleinert erschienen. Sie besaßen nur 24 Chromosomen, waren also haploid. In beiden Fällen, bei Weizen und Tabak, zeichneten sich die Pflanzen durch Sterilität aus. An dem Vorkommen von Parthenogenese nach Bastardierung und damit verbundener rein mütterlicher Vererbung kann nicht gezweifelt werden.

Rein väterliche Vererbung scheint nur noch in einem Fall bewiesen zu sein. COLLINS und KEMPTON (1916) erhielten nach der Bastardierung von *Tripsacum dactyloides* L \times *Euchlena mexicana* Schrad. eine *Euchlena*-Pflanze, die sich bei Selbstbefruchtung und bei Bastardierung mit *Euchlena* und Mais wie eine normale *Euchlena*-Pflanze verhielt. Es wurde beobachtet, dass dieser „faux hybride“ aus einem *Tripsacum*-Bastardsamen entstanden war. Von der Mutter konnte kein Einfluss festgestellt werden und im Gegensatz zur Parthenogenese nannten COLLINS und KEMPTON diese Vererbungserscheinung Patrogenesis. Der beschriebene Fall stimmt mit den Linsen-Wicken-Bastarden vollkommen überein, sodass auch bei ihnen die Entstehung durch Patrogenesis nicht unmöglich erscheint.

LITERATUR.

- CLAUSEN, R. E. and MANN, M. C. 1924. Inheritance in *Nicotiana Tabacum* V. Proc. Nation. Acad. Sci. 10.
COLLINS, G. N. and KEMPTON, I. H. 1916. Patrogenesis. Journ. Heredity VII.

- FRUWIRTH, C. 1915. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung 3.
- 1920. Wicke mit linsenförmigen Samen. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung 7.
- 1923. Eine auffallende Linsen-Wickenbastardierung. Genetica V.
- GAINES, E. F. and AASE, H. C. 1926. A haploid wheat plant. Amer. Journ. Bot. 13.
- HEITZ, E. 1926. Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich I. Zeitschrift für Botanik 18.
- ICHIJIMA, K. 1926. Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics 11.
- LONGLEY, A. E. 1926. Chromosomes and their significance in strawberry classification. Journ. agr. Res. 32.
- MANGELSDORF, A. I. and EAST, E. M. 1927. Studies on the genetics of *Fragaria*. Genetics 12.
- MILLARDET, A. 1894. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mem. soc. sc. phys. et nat. Bordeaux, 4. série. IV.
- SAKAMURA, T. 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. of Sci. Imp. Univers. Tokyo 39.
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu. 1907. Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Zeitung 65.
- SVESHNIKOVA, I. N. 1927. Karyological studies on *Vicia*. Bull. of appl. bot., genetics and plant-breeding, 17.
- WEESE, I. 1924. Zur Kenntnis der Anatomie der Samen eines Linsen-Wickenbastardes. Mitteil. d. bot. Inst. d. techn. Hochschule, Wien.

THE ORIGINATING OF DIPLOID AND TETRAPLOID POLLEN-GRAINS IN DUC VAN THOL-TULIPS (TULIPA SUAVEOLENS) DEPENDENT ON THE METHOD OF CULTURE APPLIED

by

WILLEM EDUARD DE MOL

Transvaalstraat 112^{III}, Amsterdam

(With 36 figures)

CONTENTS

	page
I. INTRODUCTION. THE COURSE OF THE RESEARCH	122
II. GENERAL REMARKS ON DUC VAN THOL-TULIPS	126
1. <i>Characters of Duc van Thol-Tulips</i>	126
2. <i>The probable origin of the name Duc van Thol</i>	128
3. <i>Short description of the Duc van Thol-varieties with which experiments were done</i>	129
III. THE TREATMENTS OF DUC VAN THOL, SCARLET AND THE PARTICULAR APPEARANCE OF THE POLLEN CAUSED HEREBY	133
1. <i>How Duc van Thol, Scarlet is grown in Holland</i> . .	133
2. <i>Forced pot-cultures</i>	136
a. Experiments (treatments and results)	136
b. Conclusions	144
3. <i>Non-forced pot-cultures</i>	144
a. Experiments (treatments and results)	144
b. Conclusions	148
4. <i>Outdoor-cultures</i>	150
a. Experiments (treatments and results)	150
b. Conclusions	157

	page
c. General conclusions concern- ing Scarlet Duc.	158
IV. DUC VAN THOL, WHITE MAXIMA	161
1. <i>Forced pot-cultures</i>	161
a. Experiments (treatments and results)	161
b. Conclusions	166
2. <i>Outdoor-cultures</i>	167
a. Experiments (treatments and results)	167
b. Conclusions	168
V. THE REMAINING DUC VAN THOL-VARIETIES	172
1. <i>Forced pot-culture</i>	172
Experiment (treatment and re- sult)	172
2. <i>Non-forced pot-cultures</i>	172
Experiments (treatments and results)	172
3. <i>Outdoor-cultures</i>	173
Experiments (treatments and results)	173
Conclusions	177
VI. FURTHER STATEMENT OF THE CAUSE OF DUPLICATION AND QUADRUPLICATION	179
1. <i>Motives for the Experiments executed</i>	179
2. <i>The treatment of the bulbs and the reason hereof. The temperature before the moment of meiosis and its in- fluence</i>	182
a. The development of the plants examined	182
b. Time of digging. Digging ripe or not ripe	183
c. Skinning	185
d. Drying and eventually ripening in the store-house. Afterwards till planting-time	186

e. Planting-time. Eventually plac- ing in the greenhouse. Flower- ing-time	187
3. <i>The temperature of the Dutch soil, during the meiosis, and its influence</i>	188
a. Some outstanding Experiments	188
b. Air-temperature and soil-temp- erature in autumn	190
c. The soil-temperature for pot- cultures and outdoor-cultures during meiosis	193
d. The collective influence of the temperature before and during meiosis	194
4. <i>The influence of the genetic constitution</i>	195
VII. CROSSING-EXPERIMENTS. DUC VAN THOL MOTHER-PLANT OR FATHER-PLANT	196
VIII. THE SIGNIFICANCE OF THE INTENTIONAL DUPLICATION AND QUADRUPLICATION FOR PRACTICAL AND THEORETICAL PUR- POSES	202
IX. SUMMARY IN GERMAN (ZUSAMMENFASSUNG)	207
REFERENCES to previous papers concerning duplication and quadruplication of sexual nuclei in Hyacinths, Belle- vallia, Endymion, Muscari, Convallaria, Tulipa and Nar- cissus	211

CHAPTER I

INTRODUCTION. THE COURSE OF THE RESEARCH

As it appeared to the writer in the spring of 1919 that there occurred in the anthers of many varieties of the *Hyacinth* large pollen-grains containing more than three nuclei of normal size or three nuclei larger than the normal size, attention was paid to this phenomenon in *Tulips* at the same time.

Especially in the spring of 1921 when he had arrived at the conclusion that with the *Hyacinth* it was possible to cause the originating of such pollen-grains, the anthers of the *Tulip* were being fixed and made into microtome-slides by Mrs. DE MOL as usual. This was done with long and thin anthers especially which appeared slightly glassy and which contained only a few pollen-grains as the writer thought at first — not so any more now — that such anthers offered the best opportunity to find abnormally large pollen-grains.

In September and October 1923 the contents of the anthers was examined before, during and after the reduction-division in the following varieties:

Single Early Tulips: *Couleur Cardinal*, *Cramoisi Brillant*, *Duc de Berlin*

Double Early Tulips: *Couronne d'Or*, *Imperator Rubrorum*

Cottage-Tulips : *Mrs. Moon*

Bizarres : *Panorama*

Darwin-Tulips : *Bartigon*, *William Copland*

All these bulbs were dug up on the 10th of June 1923 already, not planted before the examination and kept at normal indoor-temperature. The writer wanted to establish in what degree "early digging" influenced the originating of abnormally large pollen-grains.

One of the results was that, especially in *Imperator Rubrorum*, very large globular pollen-grains were found. Their number however was not extraordinarily large. As the pollen-grains conglomerated when

still very young and often so as to form quartets, the difference in sizes was not so striking as to draw the conclusion that nuclei with a larger number of chromosomes had originated.

Further the writer was too much taken up by his researches on the *Hyacinths* so that this could neither happen by studying the meiosis. The fairly large quantity of material examined gave too little definite results, the more so — this appeared later on — as only a few pollen-grains were found of which the nuclei contained more chromosomes than the haploid number.

In the spring of 1924 when examining some plants which were in flower, it appeared that indeed, though sporadically, full-grown fertile pollen-grains of an abnormal size occurred. Thus it was stated in 1924 — conf. 1925 a, p. 113 —: "Among the thousands of pollen-grains of *Tulipa* which were examined, we found in two cases one specimen of such abnormal size that diploidy could be surmised".

It had been established at the somatic nuclei that the varieties concerned were diploid. (Conf. 1925 a).

It only appeared later that these pollen-grains must even have been tetraploid!

Shortly afterwards, — spring 1925 — the writer hit upon the reason why his research on *Tulipa* was not very fortunate compared to that of *Hyacinthus*. Neither the choice of varieties, nor the treatment of the bulbs had been favourable. As to the former, he chose as research-objects preferably more or less late-flowering varieties, supposing that these would most strongly be influenced by early digging-up. As to the latter, he attached too much importance to the early digging itself. What appeared to be the case?

As he examined the pollen of some *Duc van Thol*-varieties it struck him that very often flowers occurred from bulbs planted in pots, destined for early-forcing of which the anthers contained more or less abnormally large pollen-grains of a different shape.

It was immaterial whether the flowers were brought to early flowering or whether it was later on decided to treat them as usual.

But moreover the abnormally large pollen-grains were often found in the anthers of *Duc van Thol*-, *Single Early* and *Double Early Tulips*, grown in the ordinary way outdoors.

In some cases, principally at *Duc van Thol*, *Scarlet*, abnormally large pollen-grains occurred so often amongst the normal ones, that the

question even arose if this might not be a variety, characterized by producing them anyhow.

The question had to be answered in the negative when the writer afterwards very often found anthers without them.

Nevertheless it has become clear to him by this example and by some others that:

1st. some variety develops such large pollen-grains in more ordinary and easier circumstances, and 2nd. that, generally spoken, the early-flowering varieties reach quickest in this respect.

The writer is convinced that the second conclusion will have to be altered or completed soon.

During his stay in America this research was stopped. After his return in September 1926 it was continued again.

It is logical that the research has only begun at this; it is not ended by a long way yet.

Quoting but one of the difficulties: the circumstances under which the large pollen-grains develop or not, have to be stated still much more precisely.

From all researches done, the writer now arrives at the conclusion:

1. that with the *Tulips* the low temperature to which they are exposed, either in pots or in cold ground is the main cause that the pollen-mothercells are either completely or partly stunted in their meiosis, which causes the development of large pollen-grains;
2. that however the development of the flower, thus also the moment of meiosis, depends on the temperature before planting-time, whilst moreover it may be possible that by this temperature a certain sensitiveness is created which promotes the duplication and quadruplication at particular low temperatures during meiosis. In this paper the researches are reported on *Duc van Thol-Tulips* exclusively.

The author had for object principally:

1. to prove that, according to the different circumstances to which the plants are subjected, fertile diploid and tetraploid pollen-grains do or do not develop;
2. to state that, with the application of old-fashioned, primitive methods of culture, as well as by applying more modern methods, the possibility has always existed that diploid and tetraploid pollen-grains developed in *Duc van Thol-Tulips*;

3. to trace, with which way of treatment the highest number of fertile diploid and tetraploid pollen-grains could be obtained, and also what may be the cause of the appearance of the phenomenon of duplication and quadruplication.

The cytological research of the diploid and tetraploid pollen-grains have principally been done on *Scarlet Duc* and *White Duc Maxima*, *Som. Var. B*.

The experiences of it, concerning *Scarlet Duc*, together with those regarding the relation between the number of chromosomes and the surface of the nucleus and that between the number of chromosomes and the surface of the cell;

the germinating of the pollen-grains;

the method to isolate diploid and tetraploid pollen-grains from monoploid ones;

the provisional results of pollination-experiments (*Scarlet Duc*) have been mentioned already elsewhere, conf. 1928 b.

CHAPTER II

GENERAL REMARKS ON DUC VAN THOL-TULIPS

1. *Characters of Duc van Thol-Tulips.*

The *Duc van Thol-Tulips* flower earliest everywhere on the fields as well as in the greenhouse. The forced plants are being sold at Santa Claus, but especially at Christmas-time in thousands. One of the growers had forced a *Duc van Thol-Tulip* this year which flowered on the 23rd of November already. This is the earliest date attained to the author's knowledge. A century ago and even earlier the *Duc van Thol-Tulips* were being used already for this purpose. J. A. B. KUYPER VAN WASCHPENNING states — on p. 65, *Kort en grondig onderwijs in het kweeken der meest gezochte Bolgewassen*. Breda, F. P. STERK, 1829 (Short and thorough instruction as to the growing of the most sought-after flowering-bulbs), after C. H. KLEEMAN's "Kurze und gründliche Anweisung zur Kultur der beliebtesten Zwiebelgewächse, u.s.w." — that the *Single Duc van Thol* is best suited for forcing, which may be begun against the end of November.

Duc van Thol may be exposed to a temperature from 12°—15° C. and flowers about Christmas. Next to this one comes the *Double-flowered Duc van Thol*.

Outdoors the *Duc van Thols* appear already in the middle or the end of March with their small, pointed, brightly coloured flowers and flower till the beginning or middle of April. They do not reach a greater height than 10—15 cm.

The number of varieties is not very great any more. They are exclusively named after their colours nowadays.

The *Duc van Thol-varieties* are regarded as descendants of *Tulipa suaveolens* Roth, as they correspond in various characteristics.

A. VAN DAMME at Haarlem wrote in the "Weekblad voor Bloembollencultuur" of 18th of February 1899 that *Duc van Thol* was a species, absolutely apart from other *Early Flowering Tulips*, by its shape, height and last not least by its early flowering outdoors.

The author hopes to explain later on that this conception is objectionable.

The characteristics of *Tulipa suaveolens* originating from the Crimea and Caucasia, are principally as follows: the stem is hairy, the tepals, especially the outer ones, are pointed, generally dark red, the anthers are yellow, the flowers are mostly odorous.

EMILE LEVIER in his paper "Les Tulipes de l'Europe", Extrait du Bulletin de la Société des sciences naturelles de Neuchâtel, T. 14, 1884, on page 76—77 under no. 19, gives a more detailed description of *Tulipa Turcarum Gesner* 1561 (*T. Gesneriana* L. pro parte; *T. suaveolens* Roth 1797).

On page 18 he still mentions the hairiness and something about the bulbs on pages 22 and 23.

On page 7 LEVIER states that the colour of *Tulipa suaveolens* is: "généralement rouge et d'un ton plus vif à l'intérieur".

ASCHERSON and GRAEBNER — p. 209, Synopsis des Mitteleuropäischen Flora, Band III, Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1905—1907 — give a description of *Tulipa suaveolens* Roth = *T. Turcarum Gesner* = *T. odoratissima* of many gardens.

They state amongst others, as LEVIER does, that the tepals are generally bright scarlet and that the stamens are characterized usually by yellow anthers.

ASCHERSON and GRAEBNER — page 209 — write that the majority of the earliest *Garden-Tulips* and of the *Tulips* forced in pots in northern climates are descendants or hybrids of *Tulipa suaveolens*, generally known by the name of *Duc van Thol* in the gardens.

This was the case during many years. But in the last 20 years the flowering-capacities of *Single* and *Double Early Flowering Tulips* (*Tulipa Gesneriana*) were intensively examined and with great success. Many varieties were found which are very well suited for forcing.

And it still goes on. On Santa Claus, December the 5th, 1927, a grower even had forced the *Darwin-Tulip Allard Pierson*, one of the *Late Flowering Tulips*. This had happened by applying a particular method of groundheating, so as to accelerate the ripening of the bulb and the development of the flowers.

In Holland it has been tried to force not less than 150 millions of tulips in the winter of 1927—1928.

One grower had 500 different *Mendel-Tulips* examined, as to the

forcing-capacity. These are new hybrids originated by pollinating *Duc van Thol-varieties* with the pollen of different *Darwin-Tulips*, see Chapter VIII.

The export of flowers during January 1928 amounted to 600.000 guilders, against 450.000 guilders in January 1927. Thus it is excusable that the author looks upon the statements of ASCHERSON and GRAEBNER in 1905--1907 as being a little old-fashioned though at the time their statement was not unacceptable.

Further ASCHERSON and GRAEBNER state, concerning *Duc van Thol*, that the majority of garden-varieties of this species have a bright scarlet colour; a number however has yellow margins or is quite yellow; these are known by the name of "*Tournesol*".

ASCHERSON and GRAEBNER must have been misinformed in this respect.

Tournesol is not a collective name, it is not a name of a certain section of *Tulips*, as e.g. *Duc van Thol*, it is the name of one very old variety with double flowers, belonging to the *Early Flowering Tulips* (*T. Gesneriana*).

Tournesol and all its bud-variations have been intensively studied by the author, conf. 1925*b* and 1926*a*.

ASCHERSON and GRAEBNER state that double flowers often occur.

This is not so either. Only a few double-flowered varieties are in the trade still, see below.

ASCHERSON and GRAEBNER further remark: rarely white, dark red, yellow brown, etc. forms occur, of which it is impossible to state whether they have originated by crossing.

Concerning this, one may point out that it is known with certainty from all *Duc van Thol-Tulips* now existing how they have originated, either by crossing or by somatic segregation.

See below, where it appears that the majority of varieties was examined.

2. The probable origin of the name *Duc van Thol*.

A. VAN DAMME further says that in 1535 already, in Holland at that time, a family lived of the name of Duyck and that Adriaan Duyck married Alyd van Tol. Very probably these people who lived in Haarlem and loved the *Tulip*-culture have named some variety

after themselves *Duyck van Tol*. From this name the name *Duc van Thol* has come.

To prove this supposition it may be stated that the early bulb-growers used to speak of *Duyken* or *Duikjes*.

The giving of the name *Duc* and the adding of a family-name seems to have been of regular occurrence later. Till 1867 the trade knew: *Duc de Cardoes*, *Duc de Nieuwerkerk*, *Duc Storm*, *Duc Voorhelm*.

Here family-names are found of growers who lived in Haarlem in the 17th century. Further one met *Duc van den Broeken*, *Duc Flamke*, *Duc de Flory*, *Duc de Winckel* and some 40 other *Duc-varieties*.

Since 1867 they have disappeared gradually and at the same time the custom to name new *Tulips*: "*Duc*".

So the name *Duc van Thol* remained as the name of a certain section of *Tulips*. It follows from the above that the name *Duc* has nothing whatever to do with *Duke*.

In "Het Vermaeckelijk Landt-leven" (The pleasant Country-life), Part II: "Den Verstandigen Hovenier" (The able Gardener), *Duc Thol* is mentioned. It is now written *Duc van Thol*.

In connection with that which the author regards as the chief cause of the originating of diploid and tetraploid pollen-grains it may be interesting to know that BRAUN — Tulpenteelt (Growing Tulips), Zwolle, W. E. J. Tjeenk Willink, 1908 — states on page 24 that *Duc van Thol-Tulips* are grown fairly well in general, but, as they are very sensitive to cold and night-frosts it is a wise thing not to rob them too early of the winter-cover in the early spring.

3. *Short description of the Duc van Thol-varieties with which experiments were done.*

They are arranged in the same order in which they are being treated in this paper.

All these *Duc van Thol-varieties* are diploid ($2n = 24$). Conf. amongst others 1925a and 1928b.

Duc van Thol, *Scarlet*. Bright scarlet. One of the earliest flowering ones. The most popular scarlet tulip. Used in enormous quantities. Millions shipped all over the world. Supplies an unsurpassed material for basketing. It was originated at Overveen by crossing. Fig. 1—6.

Duc van Thol, *White Maxima*. This variety was got from seed at

Noordwijk. The flower is much bigger and stronger than *Duc van Thol, White*. The bulbs are of excellent constitution and grow well. Beside *Scarlet Duc* this variety is the one most generally used for Christmas-forcing. Fig. 7 and 8.

Duc von Thol, Cochineal. This light crimson-coloured variety was got from seed some 60 years ago at Uitgeest. On the field, as to flowering-time, it immediately follows *Tulipa odoratissima*. Its nice perfume is striking. The flower is longer than that of any other *Duc van Thol-variety*. It flowers a long time and is easily grown and forced. The leaves are slightly pale-green in contrast with the other *Duc van Thol-varieties*. The bulbs ripe early so that the plant dies early.

Duc van Thol, Rose. This variety, white-flushed deep rose-pink, is characterized by the longest stem, which at the same time is most hairy. The perfume is nice, the flowering-time is long; the bulb is somewhat oblong, cylinder-shaped, very well to be distinguished from the shapes of the bulbs of the other *Ducs*.

Duc van Thol, Yellow. This variety flowers extraordinarily early. It happens that outdoors some flower in February, even before *Tulipa Kaufmanniana*. Flowers and leaves are small. The stem is very hairy, but not tough as e.g. that of *Duc van Thol, Rose* and *Duc van Thol, Violet*. It is not very well grown.

Duc van Thol, Single (Tulipa odoratissima). This one is looked upon as the type of the *Duc van Thol-varieties*. After the growers this is the real *Tulipa odoratissima* from the boards of the Caspian Sea, grown here for many years already. It is brown-red coloured, with a narrow yellow margin at the tepals. It rather often occurs that a little green has developed at the flowers. The tepals are small, pointed and slightly twisted. The flowers have an extremely nice perfume. The bulb is characterized by an extraordinarily strong skin. This variety is absolutely winter-hardened. It propagates quickly; it is able to resist diseases. The bulbs sink deep in the ground; when run wild the bulbs flower every year, which the other tulips do not. This variety is the first to flower when the lots are compared. It flowers very long. A particularity may here be mentioned: in an observation-period of 25 years (4 beds = 2800 plants) not one plant was observed of which the flower showed the somatic variation.

Duc van Thol, Orange. This variety used to be desired for its rather bright orange colour, lighter at the boards of the tepals. The flower

is small and pointed. It grows well, is well cultivated, but it is not very well forced. This variety flowers latest of all *Ducs*. When the *Ducs* are being dug up, this variety is still not ripe yet, it has green leaves then.

Duc van Thol, Variegated. The colour is crimson, about the same as the *Single Early Flowering Tulip Purple Crown*. Through the crimson yellow stripes. It was sought after for its colour-combination. It was one of the easiest forcers. It grows well. The bulb is rather big and distinguishes itself from the other *Ducs* by its round, globular and not high, pointed shape.

Duc van Thol, Violet. The violet of the tepals changes into a lighter coloured edge (therefore dull plum-purple, edged white). The flower has a short stem, and the tepals are bent deeper so as to cause the effect of a broader foot. The bulbs ripe late, so that they are being dug up when the leaves are still green. This variety is easily forced. On the field it belongs to the earliest flowering ones. It was ascertained that they flowered earliest of all tulips, and after 5 weeks when the first *Darwin-Tulips* opened, it had not finished yet.

Duc van Thol, White. A very old variety with a small flower, which corresponds with that of *Tulipa odoratissima* as to shape and size. The flower is short-stemmed, the tepals are pointed, thin, somewhat transparent. On the outside they do not show the ordinary white, but a little grey. It is ousted a long time since by *White Maxima*.

Duc van Thol, Double. Reddish brown. This is the old well-known variety, the only one examined and still existing with double flowers. The edges of the tepals are light coloured, the flowers are very small, the tepals are not large. It is grown very quickly; even small bulbs produce a flower. The bulb is narrow and most pointed of all *Duc van Thol*-bulbs. This variety is easily forced and flowers early outdoors. In forced state, as it often happens, the colours of the flower are finer than normal. The flower is only moderately doubled.

In the meantime it appeared from the above, that the varieties spoken of, do not only differ in flower-colour but also in many other characters. E.g. in the shape of the flower (generally cup-shaped, but of *Violet Duc* it was different); in the size of the flower (see *Cochineal Duc*); in length and hairiness of the stem; in the colour and size of the leaves; in flowering-time, ripeness, etc.

In the bulbs too, a great variety is to be observed. Even as *Scarlet*

Duc, *Yellow Duc* too is characterized by a tough, strong skin. Of *Double Duc* too it is rather strong, in contrast with that of *Cochineal Duc* and *Variegated Duc*, which are weak. Apart from the more or less strength of the skin, the bulbs differ as to the colour of the skin. E.g. the skin of *Yellow Duc* is reddish brown. Of *Violet Duc* it is light brown; of *Rose Duc*, *White Duc* and *White Duc Maxima* it is dark brown. A weak skin is easily recognized by its easily bursting. From these few facts — the shape of the bulbs was written on already — it clearly follows that the *Duc van Thol-varieties*, as a rule, are not produced by somatic variation but by crossing.

For, if they had originated from a variety by somatic variation, the difference in shape, flowering-time and time of ripeness would at least have been less great.

CHAPTER III

THE TREATMENTS OF DUC VAN THOL, SCARLET AND THE PARTICULAR APPEARANCE OF THE POLLEN CAUSED HEREBY

1. *How Duc van Thol, Scarlet is grown in Holland.*

In the Introduction it was already pointed out that the examination, described in this paper, is chiefly done at *Duc van Thol, Scarlet*.

This one belongs to the varieties which is grown during many years already by smaller growers, working with small capital. So the growing-methods are primitive, exactly like those used in early times.

At Bovenkarspel (province of North-Holland) e.g. the bulbs are put into flat wooden boxes, after digging them up. The boxes are piled up in draughty, cold sheds. In wet weather the bulbs are dug up in the paths between the beds. They are left there till they are dry.

By examining *Scarlet Duc* the question is best answered if in the old-fashioned *Tulip*-cultures diploid and tetraploid pollen-grains may have originated. Moreover the primitive methods cause the growing of *Scarlet Duc* in very different places in the bulb-district.

Thus when choosing the material for the examination, it was taken into consideration in which district and in which ground the bulbs were planted, in the autumn of 1925 as well as in the autumn of 1926.

This material was got from the province of North Holland: of sand (Breezand and Anna-Paulowna), of sand and moor (Overveen, near Haarlem) of clay (Enkhuizen and Haarlemmermeer-Polder); from the province of South Holland: of dune-sand and sand with humus (Lisse), of clay (de Lier and Rijnsburg); from the province of Zeeland of dune-sand (Haamstede, Isle of Schouwen).

Seeing that it often depends on the ground, how deep the bulbs are being planted outdoors, it then appears that the choosing of material from different places is not unimportant, the more so when one intends to find out how far in the Dutch *Tulip*-cultures diploid and tetraploid pollen-grains originate.

This depth amounts to: 2, 3 or 5 cm e.g. in the cold, moisty ground, consisting of coarser sand, of the Anna Paulowna-Polder; 4—5 cm in the sand and moor ground at Lisse; 5, 6, 9 cm in the heavy sand and humus grounds, near the Haarlemmermeer-Polder, at Lisse, depending on the different customs with the growers.

In general one intends to plant the bulbs as undeepest as possible, so as to expose them best to sun-heat, but so that they can not dry. On the other hand, the bulbs which are planted undeepest, are most open to the night-frosts, amongst others in October already, i.e. in the period of the meiosis. Bulbs which are planted deep, as e.g. the bulbs in pots, which are not seldom covered by a layer from 10—15 cm are neither exposed to sun-heat, nor to frosts.

In October the temperature is not seldom 8.8°—11.1° C. (48°—52° F.). This planting at various depths may be the cause of the exposing to a different temperature of the bulbs during the forming of the pollen-grains.

Most *Tulip-varieties* want more care, concerning the growing and treatment than *Scarlet Duc*. It is clear that these are cultivated by the more important growers. These varieties are more lucrative of course.

If one does not intend to find the answer to the question whether and where and in what cases the abnormal pollen-grains originate in ordinary culture, thus only experimenting by laboratory-researches where bulbs are grown from planting-time till flowering-time, one might perhaps get one's material from one of the well-known growers. It is then very likely however that one will get bulbs originally bought of different smaller growers which means that they were grown in different ground and that they were treated in another manner in every shed. Thus it happened once that one person bought 30 000 bulbs of *Scarlet Duc* of a number of small growers and that these were forced by him. Should one get one's material from one of these buyers, then one will no doubt observe that the bulbs act differently, even when the treatment is the same.

As unimportant causes, not known to the writer yet, may have a great influence, it appears to him to be strictly necessary that one knows exactly the origin of the material for the researches.

Whilst for many varieties it is necessary or advisable to expose the bulbs after digging up for some 7 to 10 days to a temperature of

$\pm 26.6^{\circ}$ C. (80° F.) so as to dry them and fully ripen them to cause them to flower about Christmas, this generally is not necessary for *Scarlet Duc*. *Scarlet Duc* ripens and flowers early by nature.

Of the various treatments which *Scarlet Duc* has been subject to one will see that the "pre-heating" (Dutch: "vóórverwarming") often did not take place.

As the "post-heating" (Dutch: "naverwarming") has the opposite effect as putting the bulbs in a cool place, the bulbs used for Experiments I—VIII were of course not heated after the ripening. See Chapter VI, p. 183.

Over each Experiment the *Scarlet Duc*-plants concerned are indicated by their date of research and some cyphers and letters from the registration of the writer. Further the publication mentions *Scarlet Duc* I, etc. after the No. of the Experiment.

Two seeming bud-variations of *Scarlet Duc*, of which the research speaks also, are indicated by *Som. Var. A* and *Som. Var. B*.

The experiments may be divided in 3 groups.

They concern pot-cultures which are forced in the greenhouse (Exp. I—VIII), pot-cultures non-forced (Exp. IX and X) and outdoor-cultures (Exp. XI—XVII).

So as to prevent the drying and losing of water, black ground was used for pot-cultures (i.e. sand or clay, mixed with humus). As to the full-ground-cultures, the bulbs were planted in the ground out of which they were dug up.

In the descriptions "sporadically diploid and tetraploid pollen-grains" means: 1 or 2 in the field of the microscope, when this is full of pollen-grains at a magnification of $113\times$.

"Frequently diploid and tetraploid pollen-grains": their surface occupies about $\frac{1}{4}$ of the field.

"Very frequently diploid and tetraploid pollen-grains": they occupy as much room as the other pollen-grains together.

"Repeatedly" means that their number is between sporadically and frequently.

From these descriptions it appears that when the number of sterile pollen-grains or fertile monoploid ones is indicated as "a few", "much" etc., this number is decidedly greater than that of the diploid and tetraploid pollen-grains.

Time failed to express the numbers in percents, therefore it was described as above.

At observing the small number of flowers examined, one must remember that the research was done at all anthers.

The treatments, the intention of the experiments and the descriptions concerning the other *Duc van Thol-Tulips* named in this paper correspond to those of *Duc van Thol*, *Scarlet*.

In all cases the bulbs of the outdoor-cultures were planted in the same place again in the late summer of 1926, as the spot where they were dug up in 1925.

2. Forced pot-cultures

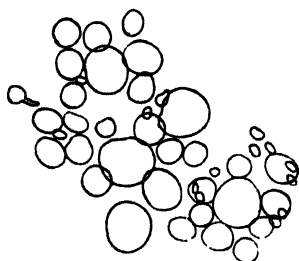
a. Experiments (treatments and results)

Scarlet Duc 11.12.26 — 1 AN

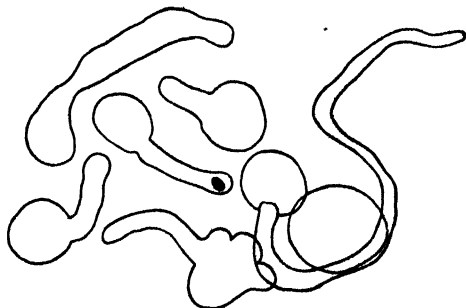
Experiment I

Treatment

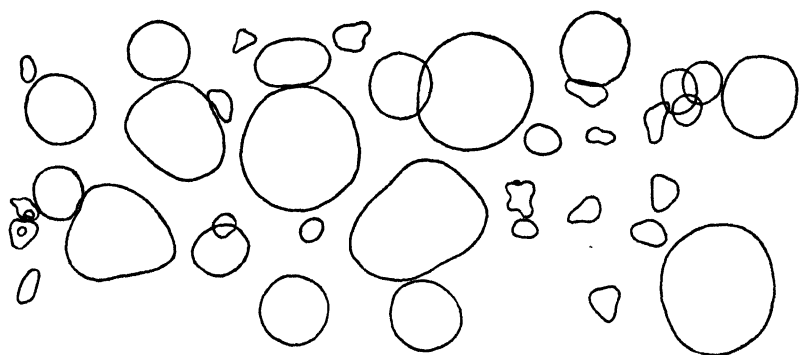
The bulbs were grown in clay, at Bovenkarspel, province of North Holland. They were dug up rather early, though ripe, on June the 5th, 1926, thus the skin was of a brown colour already. They were skinned, without being spread on the scaffoldings, so that they were still wet. Then they were put into cases in which they were slowly dried. From the 2nd till the 8th of July they have been exposed to a temperature of 23.8°—26.6° C. (75°—80° F.). They had no artificial heat after this, but were placed in a cool, moisty place whilst sunlight was prevented to penetrate. There they were partially dried by wind. On the 1st of September they were planted in pots. The pots were placed rather deep and covered with a layer of 10 cm. They remained



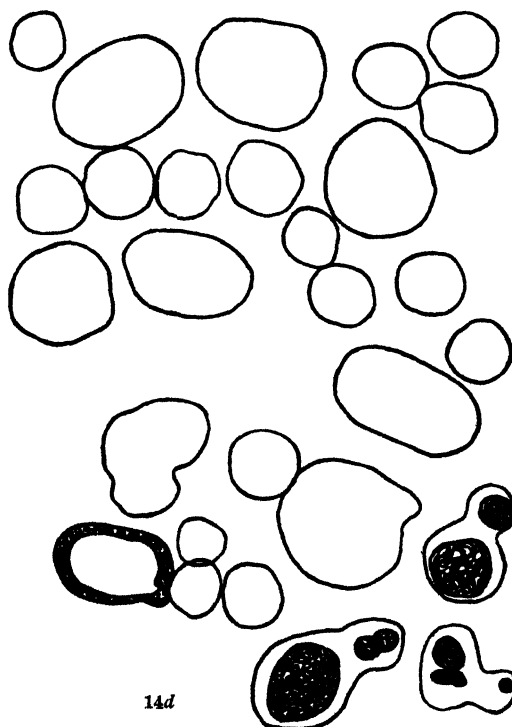
14a



14c



14a



14d

Fig. 14. *Scarlet Duc I*. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains, in a drop of water, without cover-glass; *a*: pollen from two anthers of the same flower, magn. 58.5 \times ; *b*: pollen from the same two anthers, magn. 130 \times ; *c*: germinated pollen-grains, magn. 130 \times ; *d*: pollen from the anthers of an other flower, in some pollen-grains the nuclei clearly visible, magn. 130 \times .

*) Fig. 11—36 are drawings. The drawings were in all cases made with the aid of an Abbé-camera lucida. With the exception of Fig. 11, 12 and 13, all drawings have been reduced to $\frac{1}{2}$ in reproduction.

there till November the 23rd. Then they were transferred to the greenhouse and brought to flowering at a temperature of 21.1° — 22.2° C. (70° — 72° F.).

Result

From 2 flowers, caused to flower early, the anthers were examined. Many globular, fertile, monoploid pollen-grains. Rather many — 25 % — sterile ones, tetraedrally shaped, shrunk regularly, of one size as a rule, some forming a transition between normally fertile and normally sterile ones. Fig. 14a—d.

Throughout the anthers diploid and tetraploid pollen-grains are to be observed repeatedly in various shapes. All these different kinds of pollen-grains occur, regularly spread, in all anthers. Again and again pollen-grains are found, which have germinated with a shorter or longer tube.

The flowers had a normal shape. The pollen, observed with naked eye, had a yellow colour.

Scarlet Duc 16.12.26 — 6 ML

Experiment II

Treatment

The bulbs were grown in light clay, at De Lier, province of South Holland. They were dug up on the 1st of June, 1926, when they were already ripe. After the digging up they stood in wooden boxes so as to become dry; a few hours in the sun first and afterwards in the greenhouse. There they remained — the temperatures varying from 15.5° — 32.2° C. (60° — 90° F.) — till July the 15th. The bulbs were neither skinned nor put on scaffoldings. From July the 15th till August 31st they were kept on a cool garret. Then they were planted in boxes, which were sunk as deep as to cover them some 8 to 10 cm. This happened in front of a greenhouse, on the south, thus not too cold. On the 30th of November the bulbs were put indoors and brought to early flowering at a temperature of 21.1° C. (70° F.).

Result

Two flowering flowers are examined. In the lower part of the anthers only sporadically diploid and tetraploid pollen-grains occur. Sterile pollen-grains are practically missing. In the upper part the number of diploid and tetraploid pollen-grains is much bigger. Fig. 15a—c.

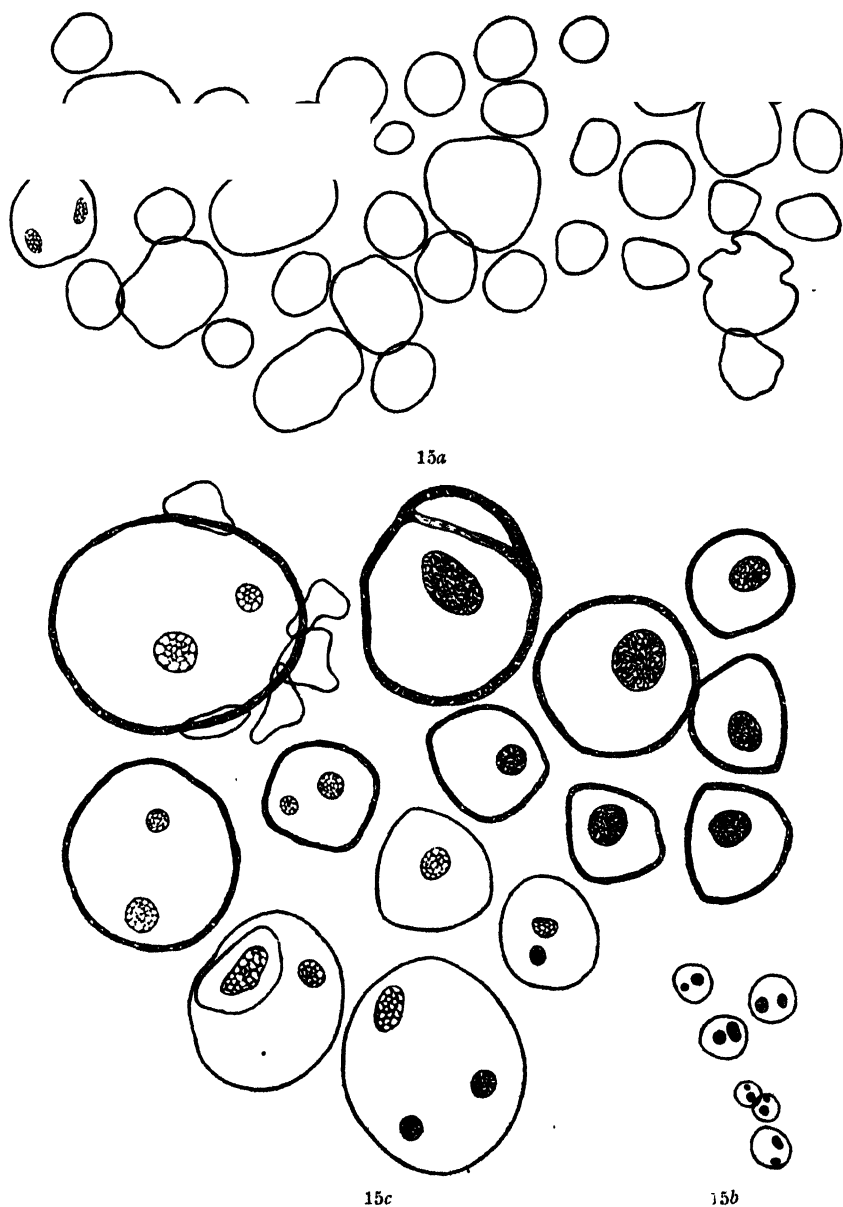


Fig. 15. *Scarlet Duc II*. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains, in a drop of water, without cover-glass; *a*: pollen from two anthers of the same flower, magn. 130 \times ; *b*: pollen in a solution of methyl green in acetic acid, with cover-glass, magn. 76.5 \times ; *c*: do., magn. 260 \times . Vegetative and generative nuclei and wall of generative cell often clearly visible.

The tepals and stamens were of normal measurements. The anthers contained much pollen.

Scarlet Duc 21.12.26 — 6 VH

Experiment III

Treatment

The bulbs were grown near Enkhuizen, province of North Holland, in clay mixed with sand. They were dug up ripe, on the 1st of July, 1926, and skinned immediately. From July the 15th till August the 1st they remained on the top-scaffolding of the store-house where the temperature was 22° C. (72° F.), whilst in lower places the temperature was 18°—20° C. (65°—68° F.). They were then transferred to a cooler department where the mean temperature was 14° C. (58° F.), varying from 10°—16° C. (50°—61° F.). Here they remained till planted in pots on August the 26th.

The temperature to which they were exposed here was 12°—13° C. (54°—56° F.). The layer of ground on top was 10 cm. On December 4th the pots were put into the greenhouse, where they were exposed to a temperature of 19°—20° C. (66°—68° F.) till flowering-time. Special care was taken to keep the temperature under 21.1° C. (70° F.).

Result

In total all anthers of 15 flowering flowers are examined. In 10 flowers a great many diploid and tetraploid pollen-grains are found. The room which these together occupy in the field of the microscope is often just as large as that needed by the monoploid and the sterile ones. In 4 flowers the number of diploid and tetraploid pollen-grains is moderate, in 1 flower small. The flowers rather strongly vary in size. In the smaller, wider flowers with short tepals and light red colour less diploid and tetraploid pollen-grains occur as a rule than in the larger, more closed flowers, with longer tepals and darker red colour. If many diploid and tetraploid pollen-grains are present, many sterile ones are mostly found. Fig. 16.

In one flower with very long tepals this is very striking, as well as the fact that the area of the microscopical view, occupied by diploid and tetraploid pollen-grains is just as large as that of the fertile monoploid ones.

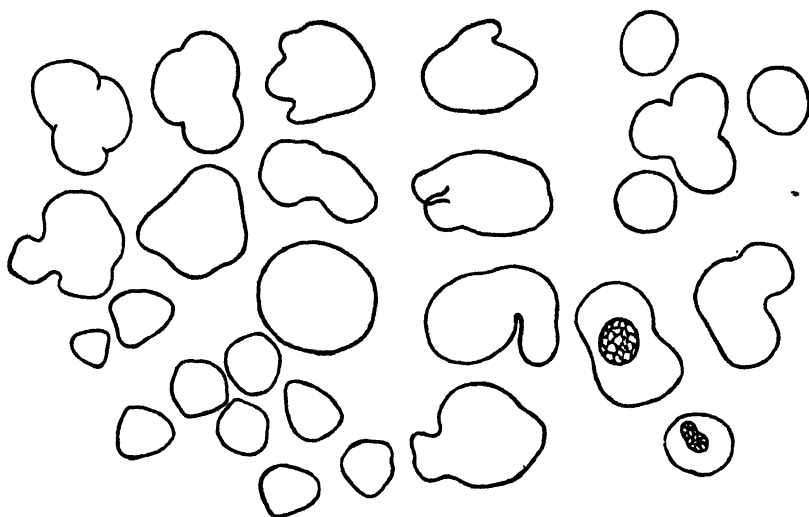


Fig. 16. *Scarlet Duc III*. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains; pollen in a drop of water, without cover-glass, from different flowers, magn. 130 \times . See the striking shapes of the diploid and tetraploid pollen-grains.

Scarlet Duc 31.12.26 — 7 RO

Experiment IV

Treatment

The bulbs are grown in sand, at Breezand, Anna Paulowna-Polder, North Holland. They were dug up ripe, on the 5th of June, 1926. Then they were stored and skinned whenever opportunity arose. No artificial heat was applied, but after being dried they were brought to a cooler spot at a temperature of 18.3° C. (65° F.). They were planted on the 1st of September and covered with a layer of ground of about 15 cm. On the 16th of December the pots were brought into the greenhouse. The temperature there was 21.1°—23.8° C. (70°—75° F.).

Result

Some 20 flowers, nearly ceased flowering, are examined. In the flowers with normal measurements some diploid and tetraploid pollen-grains sporadically occur. One flower is amongst them of which the tepals and stamens are surely twice as long as in the others. Here many sterile pollen-grains are found in the anthers. Of the fertile ones at least 25 % are diploid and tetraploid.

Scarlet Duc Maxima, Som. Var. A 3;4.1.27 — 7; 11 DV
Experiment V

Treatment

The bulbs are grown in the dune-sand, at Lisse, province of South Holland. They were dug up when not ripe yet, on June the 15th, 1926. Then they were spread out on the scaffoldings in the store-house and exposed to a temperature of 23°.8—26°.6 C. (75°—80° F.) during 4 weeks. Then they were skinned. From July the 13th till planting-time, September the 15th, they remained in a cellar at a temperature of 15°.5—18°.3 C. (60°—65° F.). The garden where the pots were sunk, is situated warm. The ground was covered against the sun. During frosts an extra covering was put on. The layer of ground on top was 15 cm. On the 20th of December the pots were put inside and brought to flowering at a temperature of 21.1° C. (70° F.).

Result

Scarlet Duc Maxima A, a bigger form which, though originally observed for the first time among *Single Early Tulip Orange Brilliant*, may have originated from the ordinary *Scarlet Duc* by somatic variation, with the colour of which it corresponds. It is here indicated by *A*, to be distinguished from another form *B*, see Experiment VII. Of 4 flowers all anthers are examined. Only sporadically diploid and tetraploid pollen-grains occur, e.g. 3 or 4 in the field of the microscope.

Scarlet Duc 6.1.27 — 18 EG

Experiment VI

Treatment

The bulbs were grown in clay at Rijnsburg, province of South Holland. They were dug up ripe on the 5th of June, 1926. The treatment afterwards was exactly the same as in Experiment VII.

Result

Of 2 flowers all anthers are examined. The pollen from the anthers of the 1st flower is characterized by a great equality. All pollen-grains are possibly fertile, monoploid. In the 2nd one these pollen-grains are in the majority, but apart from those, larger fertile ones occur which principally show the shapes as in Fig. 16.

In 2 anthers of this (2nd) flower globular, tetraploid pollen-grains are found. In one anther only monoploid pollen-grains are found.

Scarlet Duc Maxima, Som. Var. B 6.1.27 — 18 EG
Experiment VII

Treatment

The bulbs are grown on ground along the foot of the dunes, a mixture of moor and sand in the vicinity of Overveen, near Haarlem. They were dug up when ripe, June 15th, 1926 and then kept and dried in a wooden shed until the time of skinning, without artificial heat.

They have been spread on scaffoldings. From the 15th of August till the 20th of September they were in a very cool shed, 10°—15.5° C. (50°—60° F.), which was slightly moisty and of which the ground was sand. On the 20th of September they were planted in boxes. These were put on the ground in a shady orchard and covered with reed instantly. On the 5th of December they were transferred to the greenhouse and brought to flowering at a temperature of \pm 21.1° C. (\pm 70° F.).

The plants flowered already a long time before the date of examination, January 6th. Then the temperature under the reed in the orchard was lower than in the full ground in the bulbfields.

Result

Just as with the previous one very few diploid and tetraploid pollen-grains occur. It is not impossible that this variety, even as *Scarlet Duc Maxima A*, has originated from *Scarlet Duc* by somatic variation.

In every respect it is larger and stronger than the ordinary *Scarlet Duc*, but not like *A*.

One flower is examined.

Many pollen-grains are sterile. The fertile ones are monoploid apparently. Some have germinated.

Scarlet Duc 6.1.27 — 19 AL

Experiment VIII

Treatment

The bulbs were grown in clay at Rijnsburg, province of South Holland. They were dug up the 1st of June, in 1926. They were ripe then. They were skinned, put on the garret without being subjected to artificial heat.

The 1st of September they were planted in pots which were sunk at small depth; the ground-layer on top of them was 4 cm in height.

They were taken indoors the 23rd of December and forced to early flowering at a temperature of 21.1° — 22.2° C. (70° — 72° F.).

Result

One flower is examined. Many diploid and tetraploid pollen-grains occur in various shapes, as in Fig. 16.

b. Conclusions

The following conclusions may be drawn from Exp. I—VIII. Diploid and tetraploid pollen-grains may occur at forced pot-cultures, even frequently (Exp. III, IV and VIII), but they may fail totally (Exp. VI and VII). First of all this proves that they may have originated by external circumstances.

The latter moreover appears from the facts that these pollen-grains sometimes occur spread regularly amongst the monoploid pollen-grains (Exp. I), at other times may be found in a certain part of the anthers (Exp. II), or again they may be found in some anthers of one flower and not in the others (Exp. VI) and that these pollen-grains in some cases take various shapes (Exp. VIII) and that in other cases they are nearly all globular.

The striking longitudinal growth of the tepals (Exp. III and IV) and the changing of the flower-colour into a darker red go together with the development of a great number of diploid and tetraploid pollen-grains.

It seems that these 3 phenomena are the result of living-conditions which are partially the same. See the remarks concerning Exp. XI—XVII).

3. Non-forced pot-cultures

a. Experiments (treatments and results)

Scarlet Duc 17.3.27 — 56 SH

Experiment IX

Treatment

The bulbs were grown in sand, in the neighbourhood of Haarlem. They were dug up when ripe in the beginning of July, 1926. Before and after the skinning they have not been exposed to artificial heat. In the store-house they were spread out on the scaffoldings. On the 15th of October they were planted in pots, which were sunk outdoors,

so deep as to form a covering layer of ground of about 20 cm. On the 23d of December the pots were put indoors. Contrary to the custom to expose the plants to a temperature of 21.1° C. (70° F.) the writer left them in a room which was not heated. So they did not flower till March 1927.

Result

On March 17th 10 flowers were examined, from 10 bulbs of *Scarlet Duc* which were planted in 2 pots, 5 in every one. The anthers of the 5 flowers in pot no. 1 contained a large number of diploid and tetra-

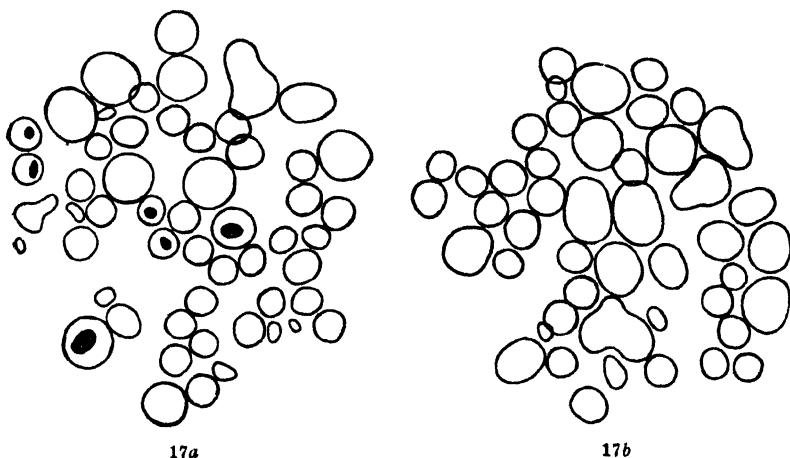
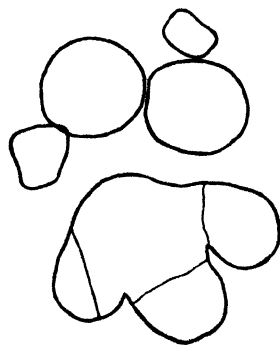


Fig. 17. *Scarlet Duc* IX. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains; pollen in iron aceto-carmin, with cover-glass; a: pollen not yet full-grown, in some pollen-grains the nuclei clearly visible, magn. 130 ×; b: pollen full-grown, magn. 130 ×; c: pollen full grown, magn. 360 ×.

ploid pollen-grains, over 25 %! The number of tetraploid ones exceeded that of the diploid ones.

All shapes of pollen-grains as indicated in Fig. 17a—c were abundant. This is one of the best examples. It is striking how small the number of sterile pollen-grains is.

Therefore one has to accept for the present that the treatment of these bulbs is one of the best methods to produce the largest number of diploid and tetraploid pollen-grains.



17c

The pollen from the anthers of 3 flowers — e.g. nos. 6, 7 and 8 — of pot no. 2 showed exactly the same image as the one above stated. Flower no. 9 contained less diploid and tetraploid pollen-grains. Flower 10 only contained a few. This description proves that slight differences in external circumstances already further the origination of diploid and tetraploid pollen-grains.

Scarlet Duc 18.12.26; 25.3.27 — 5; 61 RR

Experiment X

Treatment

The bulbs were grown in sand mixed with clay in the neighbourhood of Anna Paulowna, province of North Holland. They were dug up when ripe on the 5th of June and afterwards spread out on the scaffoldings in the store-house. Then they were heated and dried quickly in 3 to 4 days and skinned afterwards; they were not planted until the 18th of December, 1926.

The 4 small pots, with one bulb each, were put into a dry room, not heated till flowering-time, March 1927.

Result

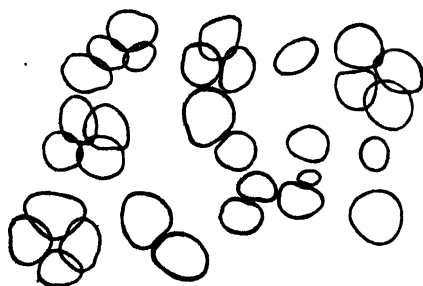
On the 18th of December, 1926, it appeared by cutting vertically one of the bulbs that the flower had grown into the top of the bulb. Many sterile pollen-grains occurred already then. The fertile ones were often together in quartets, as the sterile ones. The large diploid and tetraploid pollen-grains were to be observed rather clearly already. Fig. 18a and b.

On the 9th of March, 1927, when the buds were still green, the pollen was examined again, at 3 flowers this time. Many sterile

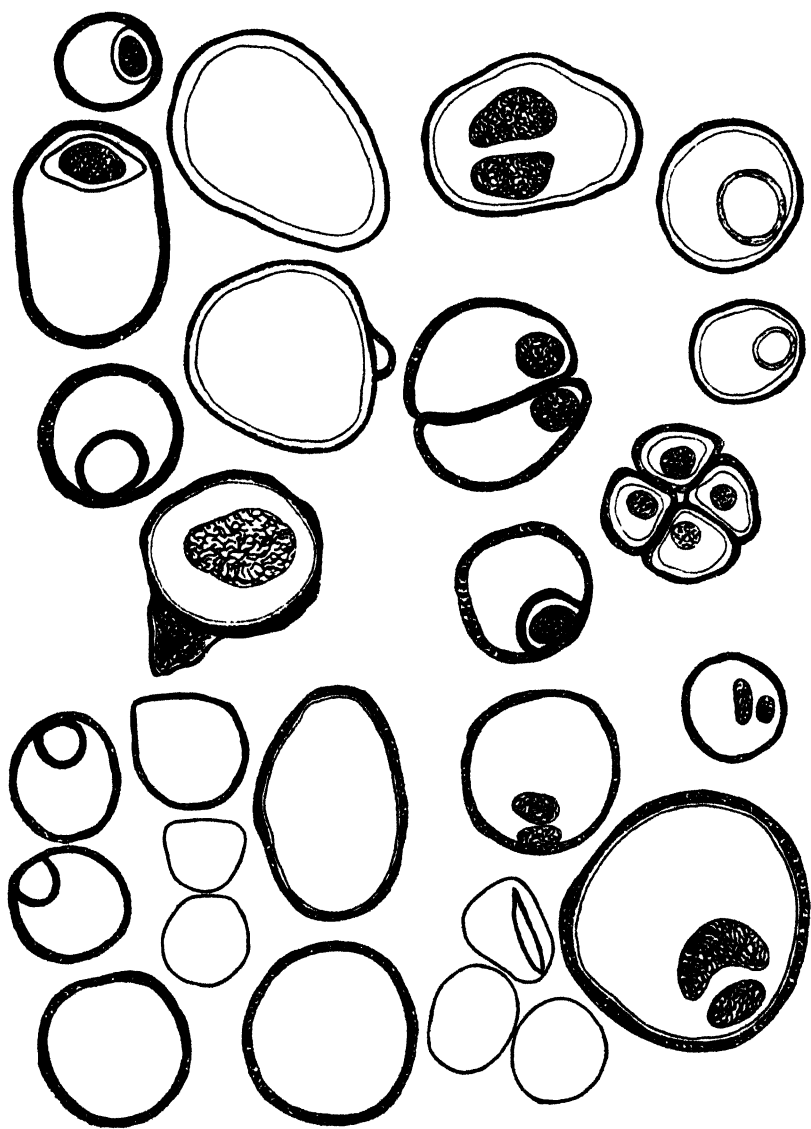
quartets occurred and many diploid and tetraploid pollen-grains.

As in some flowers of *Scarlet Duc* IX the number of tetraploid ones exceeded that of the diploid ones.

On the 15th of March all anthers were examined of one flower. Fig. 1.



18a



18b

Fig. 18. *Scarlet Duc* X. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains; *a*: pollen still very far from being full-grown, in a drop of water, without cover-glass, magn. 130 \times ; *b*: pollen, full-grown, in iron aceto-carmin, with cover-glass, vegetative and generative nuclei — sometimes in mitosis — and wall of generative cell often clearly visible; further: a duet and a quartet; magn. 260 \times .

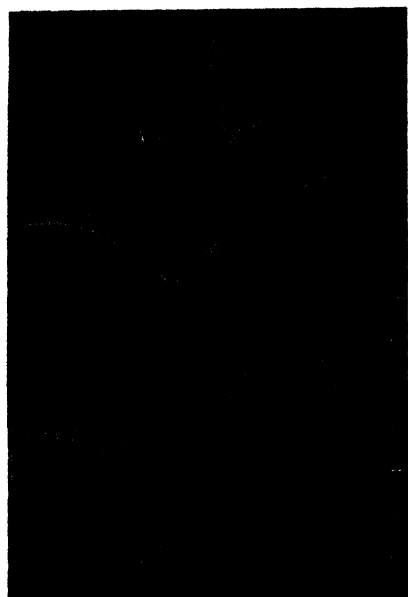


Fig. 1. *Scarlet Duc X*. Flower full-grown, anthers opened, the pollen distinctly observable on the tepals.

the plants are not forced in the greenhouse (Exp. IX) than otherwise (Exp. I—VIII).

So the absolute number of diploid and tetraploid pollen-grains (Exp. IX: few sterile ones, many fertile diploid and tetraploid pollen-grains) may be greater than with forced pot-cultures.

This is very important as to isolation- and crossing-experiments.

The great sterility-percentage in the flowers of Exp. X has to be ascribed to the abnormally late planting of the bulbs chiefly.

The particulars concerning the Exp. I—X are rendered in the table below.

Rather many sterile pollen-grains occurred. Of the fertile ones the monoploid exceeded decidedly. The diploid pollen-grains however did not fail altogether.

A slight difference in living-conditions thus causes the occurrence of either more or less diploid or tetraploid ones. This is not influenced by the later rooting; perhaps it increases the quantity of sterile pollen-grains.

b. Conclusions

From the Exp. IX and X the following appears.

The fertility of the pollen seems to be kept better when

*) The signs indicate the occurrence of pollen-grains as follows:

- 0 = not at all
- + = sporadically
- ++ = in slight degree
- +++ = frequently
- ++++ = very frequently
- +++++ = abundantly

**) Fig. 1—10 are photographs.

A. Forced pot-cultures

B. Non-forced pot-cultures

Experi- ment	Place of culture and kind of ground	Time of digging	Ripe or not ripe	Drying & eventually ripening in the store-house	Afterwards till planting-time	Planting- time	Thick- ness of layer of ground	Placed in the green- house	Flower- ing- time	Num- ber of flowers exam- ined	Shape of tepals	Sterile pollen- grains	Fertile monoploid pollen- grains	Fertile diploid & tetraploid pollen- grains
I	Boven- karspel, clay	June 5	ripe	July 2-8: 23.8°- 26.6° C. (75°-80° F.) (as W. Duc Max. XVIII)	in cool place	Sept. 1	10 cm	Nov. 23	Dec. 11	2	normal	* see note ++++	++++	+++
II	De Lier, clay	June 1	ripe	June 1-July 15: 15.5°-32.2° C. (60°-90° F.)	in cool place	Sept. 1	8 cm	Nov. 30	Dec. 16	2 { 1 1	normal normal	+	++++	+++
III	Enk- huizen, clay	July 1	ripe	July 15-Aug. 1: 22° C. (72° F.)	in cool place 14° C. (± 58° F.)	Aug. 26	10 cm	Dec. 4	Dec. 24	15 { 1 4 10	short short long	++ ++ ++	++++ ++++ ++++	+++ +++ +++
IV	Breezand, sand	June 5	ripe	in non-heated shed (as W. Duc Max. XX)	in cool place	Sept. 1	15 cm	Dec. 16	Dec. 31	20 { 19 1	normal very long	++ ++ ++	++++ ++++ ++++	+++ +++ +++
V (Som. Var. A)	Lisse, sand	June 15	not ripe	June 15-July 13: 23.2°-26.6° C. (75°-80° F.)	in cool place 15.5°-18.2° C. (60°-65° F.)	Sept. 15	15 cm	Dec. 20	Jan. 3	4	normal	++++	++++	+
VI	Rijnsburg, clay	June 5	ripe	June 5-Aug. 15 in non-heated shed (as W. Duc Max. XXII)	in cool place 10°-15.5° C. (50°-60° F.)	Sept. 20	non- covered	Dec. 5	Jan. 6	2 { 1 1	normal normal	++ +	++++ ++++	0 +
VII (Som. Var. B)	Overveen, moor & sand	June 15	ripe	June 15-Aug. 15 in non-heated shed	in cool place 10°-15.5° C. (50°-60° F.)	Sept. 20	non- covered	Dec. 5	Jan. 6	1	normal	++++	++++	0
VIII	Rijnsburg, clay	June 1	ripe	June 1-Sept. 1: on non-heated attic		Sept. 1	4 cm	Dec. 23	Jan. 6	1	normal	++++	++++	+++
IX	Haarlem, sand	July 1	ripe	July 1-Oct. 15: in non-heated place		Oct. 15	20 cm	Dec. 23, in non- heated place	March 17	1 { 1 10 8	normal normal normal	++ ++ +	++++ ++++ ++++	++ ++ +++
X	Anna- Paulowna, sand	June 5	ripe	June 5-June 9: 26.8°-32.2° C. (80°-90° F.)	in non-heated place	Dec. 18	non- covered	Perma- nently in non-heat- ed room	March 9 & 25	2 { 1 1	normal normal	++ ++ ++	++++ ++++ ++++	++ ++ +++

4. *Outdoor-cultures*

a. Experiments (treatments and results)

Scarlet Duc 31.3.27 — 65 BH

Experiment XI

Treatment

The bulbs were grown in dune-sand at Haamstede, province of Zeeland. They were dug up when completely ripe on the 8th of June 1926; immediately they were scaffolded in the store-house and dried rather quickly, not by artificial heating but by airing often. After

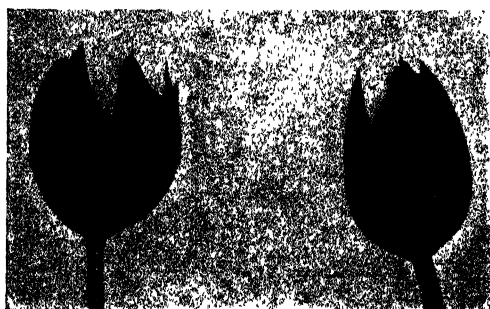


Fig. 2. *Scarlet Duc* XI. At the left: flower with short, broad tepals, at the right: flower with long, narrow tepals.

the skinning they were treated in the same way. On the 30th of September they were planted in the same ground. On the 31th of March 1927 the plants

flowered.

Result

At this date all anthers of 5 fresh flow-

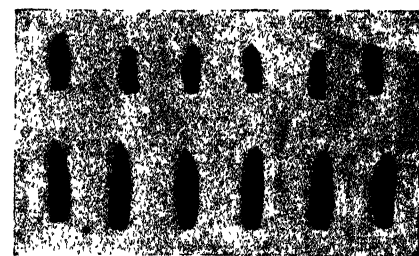


Fig. 3. *Scarlet Duc* XI. Upper row the anthers from the flower with short tepals; lower row: the anthers from the flower with long tepals.

ers were examined. The tepals were dark scarlet inside and slightly carmine outside. The stamens were not yellow but black. The tepals and the anthers differed rather strikingly as to their measurements. The short anthers which were wide open had a length of 9 mm and a width of 3.5 mm averagely, whilst the long ones, which were then still quite shut, measured 13 mm and 2.5 mm respectively at an average, Fig. 2 and 3.

Though the flowers had started flowering at the same time, the anthers clearly showed a difference in time of opening. The flowers were not chosen intentionally; attention was only paid to the same

flowering-times. In the table below the flowers are arranged so that the first one contains the smallest number of diploid and tetraploid pollen-grains and the last one the largest number.

It appears, as in *Scarlet Duc* III that the flower with long tepals and long, narrow anthers which had only opened their tops, contained the largest number of the pollen-grains mentioned.

The width of the tepals of flowers nos. 1, 4 and 5 was equal.

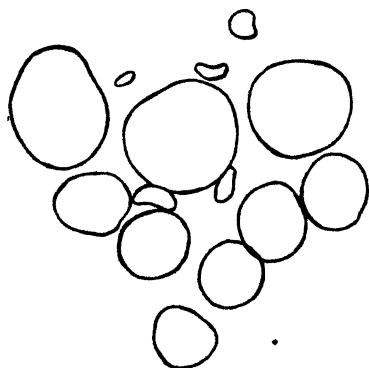
	Tepals	Anthers	Diploid and tetraploid pollen-grains
1	short	short, top only open	occurring sporadically
2	short, wide	short, quite open	do.
3	long, wide	rather long, quite closed or only open at the top	do.
4	short	short, quite open	occurring repeatedly
5	long	rather long, narrow, only open at the top	occurring frequently

Scarlet Duc 2.4.27 — 60; 66 AB

Experiment XII

Treatment

The bulbs were grown in the ground along the foot of the dunes at Overveen; they were dug up when completely ripe in the middle of July, 1926. They were then brought to a store-house, unheated. In the beginning of August after being dried, they were skinned and put into drawers. Before the planting, in the same ground in the beginning of October, they had been exposed during a short time to stove-heat (15.5°—21.1° C., 60°—70° F.).



Result

Of 2 flowers all anthers were examined. The anthers were long and narrow. They contained little pollen. A striking quantity of diploid and tetraploid pollen-grains occurred. Fig. 19.

Fig. 19. *Scarlet Duc* XII. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains; pollen in a drop of water, without cover-glass, magn. 130 ×.

Scarlet Duc 7.4.27 — 68 ML

Experiment XIII

Treatment

The bulbs were grown on light clay, at De Lier, province of South Holland, exactly in the same way as *Scarlet Duc* II. So the bulbs were dug up in the beginning of June 1926, and dried at a temperature varying from 15.5°—32.2° C. (60°—90° F.). In the end of August they were again planted in the same ground.

So the difference of treatment with *Scarlet Duc* II was that the bulbs used for Exp. XIII were planted in the full ground, without keeping them in a cool place after drying, as happened with the bulbs used for Exp. II.

When *Scarlet Duc* XIII flowered outdoors in April, the plants appeared not to have grown as well as those grown in cases.

Result

From a couple of flowers all anthers were examined on the 7th of April, 1927. The 1st flower was long and narrow-shaped, the stamens were normally built, the anthers were already completely open and contained much pollen. A few sterile pollen-grains occurred. Further the pollen showed no deviation. Only monoploid pollen-grains were found and, even after a very careful examination, not a single diploid or tetraploid one. The 2nd flower was of the same size and shape as the first one. The anthers were not completely open yet. They held less pollen than in the first case. Little more sterile pollen-grains occurred. Further the image was fairly like the first one. Only twice a pollen-grain was found which either consisted of 2 monoploid parts, not completely separated or which was diploid, but in a manner to form nearly two monoploid pollen-grains.

Scarlet Duc Maxima, Som. Var. A 11.4.27 — 70 DV

Experiment XIV

Treatment

The bulbs were grown in sand at Lisse. They were dug up on the 15th of June when not ripe yet. They were then immediately spread on the scaffoldings and exposed to a temperature of 23.8°—26.6° C. (75°—80° F.) during 4 weeks. Then they were skinned and returned to the scaffoldings. After the skinning, till planting-time, the 7th of

September, the temperature was 21.1°—23.8° C. (70°—75° F.). They were covered with a layer of sand of about 8 to 9 cm.

The bulbs for Exp. XIV are from the same lot as those of Exp. V. Thus the difference of treatment was:

1st. the bulbs of Exp. V were being exposed to a temperature of 15.5°—18.3° C., from the 13th of July till the 15th of September, whilst the bulbs of Exp. XIV remained in a temperature of 21.1°—23.8° C., from July the 13th till September the 7th, and were exposed to the ground-temperature outdoors from September the 7th till September the 15th;

2nd. the bulbs of Exp. V were exposed to a ground-temperature higher than that of the bulbs of Exp. XIV.

Result

On the 11th April the pollen was examined of all anthers from 10 flowers. The flowers were being chosen from two beds of flowering plants in such a manner as to show the utmost difference in size, shape, flowering-time and place in the beds, Fig. 4 and 5.



Fig. 4. *Scarlet Duc Maxima*, Som. Var. A XIV. 10 flowers, differing in shape and size, thus arranged that the anthers of the first flower contain the lowest number of diploid and tetraploid pollen-grains and those of the last flower the highest number.

It appeared that a high percentage of diploid and tetraploid pollen-grains occurred in all flowers, tetraploid ones especially. In 3 flowers

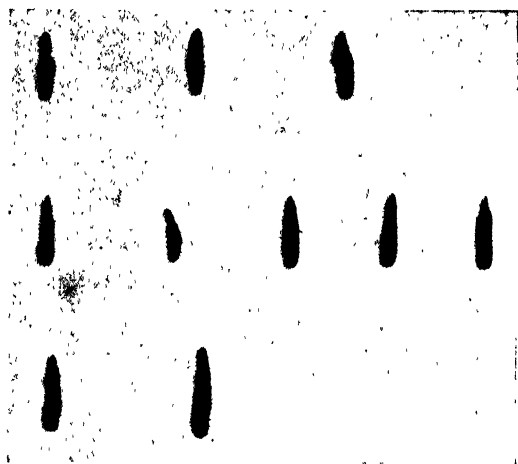


Fig. 5. *Scarlet Duc Maxima*, Som. Var. A XIV. 10 of the examined anthers, arranged in the same order, one anther from each of these flowers

the percentage was extraordinarily high (4, 6 and 7, see bottom), in 4 flowers (1, 5, 10 and 9) it was slightly lower, and lower still in the remaining ones (8, 3 and 2).

Special attention was paid to the possibility of a connection between the percentage of diploid and tetraploid pollen-grains and the size and shape of the

flower or anther, or the stage of development of flowering, etc., which, of course, might have been caused by a slight deviation in treatment.

The following table gives the differences that appeared at the anthers of different flowers or even sometimes of one and the same flower. In the first column (a—j) the flowers are arranged according to their quantity of diploid and tetraploid pollen-grains, which is smallest in a and biggest in j. The second column is arranged after the sizes.

No. 1 the largest and decreasing towards no. 10.

“Open” indicates that the thecae have widely and completely opened;

“burst” indicates that the walls of the thecae have already separated, but have not yet really exposed the inside.

One sees that the opening of the flowers does not always accompany the same phenomenon in the anthers; e.g. the flowers c and d are in full flowering already whilst the anthers have only partially opened.

The principal point in this report, as well as in earlier examinations, is that the anthers being long, narrow and pointed and also

Flow- ers		open	burst	colour	quantity of pollen	shape or (and) measure- ments of the anthers
a	8	upper half of each anther	under half of each anther	below pale violet	moderate	normal
b	3	almost totally all anthers	remaining part of all anthers	totally violet	great	normal
c	2	upper half of each anther	lower half of each anther	lower part white	small	great
d	1	all anthers only at the top	remaining part of all anthers	for three quarters (lower part) white	moderate	normal
e	5	for three quarters or only at the top	remaining (lower) part of all anthers	lower part white	moderate	small
f	10	none of the anthers yet	none of the anthers yet	totally violet	moderate	unequal length
g	9	none of the anthers yet	all anthers totally	totally violet	small	long and narrow
h	4	four anthers at the top, two anthers not at all yet	of all anthers the part which has not yet opened	totally violet	moderate	long and narrow
i	6	all anthers at the top	remaining part of all anthers	lower part white	moderate	long and narrow
j	7	all anthers not yet	all anthers totally	lower part white	moderate	very long and pointed

often their not being completely violet-coloured, indicates that a high percentage of diploid and tetraploid pollen-grains will be found.

Scarlet Duc 14.4.27 -- 73 SCa

Experiment XV

Treatment

The plants from which the bulbs came were grown for at least 10 years successively in heavy sand at Voorhout, province of South Holland. On June the 30th, 1926, they were dug up when completely ripe. Immediately afterwards they were spread out on the scaffoldings of a stone-built store-house and exposed to a temperature of 21.1°—26.6° C. (70°—80° F.) till planting-time, October the 6th. After being dried, they were skinned. They were planted in sand again under a layer of 5 cm.

Result

Of 5 flowers all anthers were examined. The pollen was violet. In 4 flowers a high percentage of diploid and tetraploid pollen-grains occurred. There was amongst them a very small flower and a very big one. This striking difference in size — which in this case has to be ascribed to the age of the bulbs — is not accompanied by a difference in percentage of diploid and tetraploid pollen-grains.

The 5th flower contained a small number of these pollen-grains.

Scarlet Duc 14.4.27 — 73 SCb

Experiment XVI

Treatment

The bulbs were grown in heavy sand at Voorhout, the year before in light clay. On the 1st of July, 1926, they were dug up in ripe state. They were dried on scaffoldings in a stone-built store-house, without artificial heat and skinned afterwards. Then back to the scaffoldings again, not heated, and planted on the 30th of September in sand; covering layer of about 5 cm.

Result

From 10 flowers all anthers were examined. In the anthers of 7 flowers the pollen was yellow. They had not — so to say — reached the stage of violet-colouring. A great many pollen-grains were diploid and tetraploid. They occurred in several shapes. In the anthers of the remaining 3 flowers the pollen was coloured violet. The stamens were longer than in the above 7 flowers.

Diploid and tetraploid pollen-grains only sporadically occurred. In the anthers of all 10 flowers a high percentage of sterile pollen-grains was found.

Scarlet Duc 7.4.27; 14.4.27 — 69; 73 SCc

Experiment XVII

Treatment

The plants from which the bulbs came were grown during 15 years successively in rather heavy clay in the Haarlemmermeer-Polder at Lisse. On the 26th of June, 1926, the bulbs were dug up when ripe. They were put on scaffoldings in a wooden store-house and dried without artificial heat. After being skinned they were kept in the same way. The windows and doors of the store-house were always closed, so that the bulbs were in a moisty room. On the 19th of October they were planted in the same clay-ground again below a layer of only 3 cm.

The temperature of this ground is low.

Result

From 5 flowers all anthers were examined on April the 7th; 4 flowers had normal measurements, the 5th one was slightly longer and the anthers too were longer and narrow, Fig. 6. They contained less pollen-grains or the volume of the pollen was less, so as to cause the

impression that the anthers were "emptier" than those of the first 4 flowers.

Whilst in the first 4 flowers diploid and tetraploid pollen-grains occurred regularly — though perhaps not 25 %, but still many of those pollen-grains —, the 5th flower was characterized by a much higher percentage of diploid and tetraploid pollen-grains.

b. Conclusions

From Exp. XI—XVII the following may be derived.

From Exp. XIII it appears that the treatment was such that none or nearly no diploid and tetraploid pollen-grains were found. This proves again that the development of these pollen-grains is subject to external causes. Exp.

XIII shows very clearly how *Scarlet Duc* should *not* be treated when intending to cause the development of diploid and tetraploid pollen-grains and further that diploid and tetraploid pollen-grains need not occur at plants which were most unfavourably grown. For the plants used for Exp. XIII were badly treated.

Exp. XI and XVI show again how minutely one has to take care of small differences in treatment in order to get to the bottom of the exact causes of the origination of the diploid and tetraploid pollen-grains. The result was widely different here. It is a striking phenomenon — conf. the differences at Exp. XVI and XVII — that in proportion to the greater deviation of the normal development of the anthers (long, thin anthers, containing little pollen-grains) or to the stunting of their normal development (small anthers, in the walls of which the anthocyanin did not develop) a stronger development of diploid and tetraploid pollen-grains will often be observed.

It appears however from the Exp. XII, XV, XVI and XVII especially that the frequent occurrence of diploid and tetraploid pollen-grains does not always correspond with the strong longitudinal

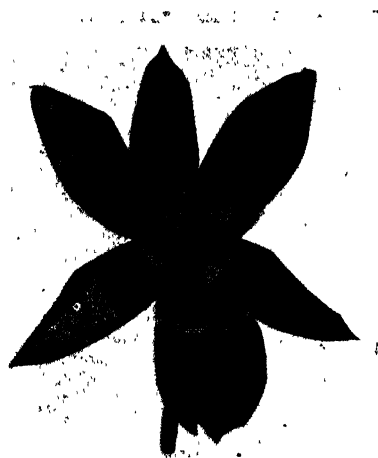


Fig. 6. *Scarlet Duc* XVII. Tepals and stamens very unequal in size.

growth and a less growth in width of the tepals. The flowers do show a normal shape here.

One might conclude from Exp. XI that the same (abnormal) circumstances disturb the normal course of the meiosis in the first place, and secondly cause the striking long-stretched shape of the tepals.

A view on Exp. XIII however advises one to be careful as to this conclusion and to look into the matter of the causes somewhat further, as here the longitudinal growth of the tepals does not correspond with the occurrence of diploid and tetraploid pollen-grains.

Exp. XV has shown that the occurrence of either more or less diploid and tetraploid pollen-grains does not especially correspond with the difference in age of the bulbs. The age was demonstrated strikingly from the deviating size of the bulbs and of the flowers. This was not caused by either better or worse living-circumstances.

c. General conclusions concerning Scarlet Duc

As a suppletion to the conclusions above, the following should be stated as general remarks.

As *Scarlet Duc* may be grown in a way to cause the pollen to consist of fertile, monoploid grains wholly or nearly so, it is certain that abortion of pollen-grains occurs, being caused by external circumstances.

It now appears that the frequent occurrence of diploid and tetraploid pollen-grains is often accompanied by the frequent occurrence of sterile pollen-grains.

It does not follow from this however that first of all the diploid and tetraploid pollen-grains easily loose their fertility in circumstances less fit for the pollen. See further Chapter VII, p. 201.

For Exp. II (pot-cultures) and Exp. XIII (outdoor-cultures) bulbs were used from the same lot. This was also the case at Exp. V (pot-culture) and Exp. XIV (outdoor-culture). This increases the value of the following comparison.

The treatment of the bulbs for Exp. II and XIII was different from July 15th and that of the bulbs for Exp. V and XIV from July 13th.

The results are different too. It appears very clearly here that the originating or non-originating or the either more or less originating of the diploid and tetraploid pollen-grains is due in first instance to external circumstances.

Exp. II has the result that diploid and tetraploid pollen-grains did

develop, whilst at Exp. XIII they did not. It thus appears that it is very well possible that these pollen-grains originate in pot-cultures and not in outdoor-cultures. From the other Experiments the opposite might be concluded — wrongly however —; amongst others from a comparison of Exp. V (sporadically diploid and tetraploid pollen-grains) and Exp. XIV (many diploid and tetraploid pollen-grains).

If one compares Exp. XIV with Exp. V, it appears clearly that in order to obtain an absolutely great number of diploid and tetraploid pollen-grains, a treatment as applied in Exp. XIV (outdoor-culture) is most decidedly to be preferred to that of Exp. V (pot-culture, forced). In the latter case abortion did take place of diploid and tetraploid pollen-grains as well as of monoploid pollen-grains.

In order to obtain an absolute great number of diploid and tetraploid pollen-grains one need not leave out the pot-culture, but only the intense forcing. See Exp. IX, where beside few sterile pollen-grains, a great many of diploid and tetraploid pollen-grains are found.

Though the bulbs used for the same Exp. have been subjected to a treatment as exactly alike as possible, the result, concerning the originating diploid and tetraploid pollen-grains was widely different. This makes the conclusion very probable that seemingly unimportant differences in treatment, not easily to control, may have a great influence on the percentage of the originating diploid and tetraploid pollen-grains.

The remarks concerning the long and narrow shape of the tepals, hold also for the long, thin and pointed shape of the anthers, in general. See Exp. IV, XIV, XVI and XVII. Both phenomena are very often an indication that diploid and tetraploid pollen-grains were formed, but not always.

The opposite (many diploid and tetraploid pollen-grains, no long, narrow tepals and anthers) is true in fewer cases still.

As the pollen of the common *Scarlet Duc* and of the *Scarlet Duc, Som. Var. B.*, reacted on the same external circumstances in the same way, — Exp. VI and VII —, the supposition becomes likely that the latter has originated from the former by somatic variation.

This may perhaps also be concluded from the Exp. V and XIV, recorded for *Scarlet Duc, Som. Var. A.*

The particulars of the Exp. XI—XVII are rendered in the table below.

DUC VAN THOL, SCARLET: *C. Outdoor-cultures*

Experiment	Place of culture and kind of ground	Time of digging	Ripe or not ripe	Drying & eventually ripening in the store-house	Afterwards till planting-time	Planting-time	Thick-ness of layer of ground	Flowering-time	Number of flowers examined	Shape of tepals	Sterile pollen-grains	Fertile monoploid pollen-grains	Fertile diploid & tetraploid pollen-grains
XI	Haamstede, sand	June 8	ripe	June 8 — Sept. 30: in non-heated place		Sept. 30	5 cm	March 31	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 5 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \text{ normal \& } \\ 1 \text{ long } \\ 1 \text{ normal } \\ 1 \text{ long } \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \\ ++ \\ ++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++++ \\ ++++ \\ ++++ \\ ++++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} + \\ +++ \\ +++ \\ +++ \end{array} \right\}$
XII	Overveen, moor & sand	July 15	ripe	July 15 — Oct. 1: in non-heated place (as Single Duc; &c. XXIX)	Oct. 1—5: 15.5°—21.1° C. (60°—70° F.)	Oct. 5	5 cm	April 2	2	normal	++	++	++++
XIII	De Lier, clay	June 1	ripe	June 1—Aug. 31: 15.5°—32.2° C. (60°—90° F.)		Aug. 31	5 cm	April 7	2	long	++	++++	0
XIV (Som. Var. A)	Lisse, sand	June 15	not ripe	June 15—July 13: 23.8°—26.6° C. (75°—80° F.)	July 13—Sept. 7: 21.1°—23.8° C. (70°—75° F.)	Sept. 7	8 cm	April 11	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 10 \\ 4 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{tepals} \\ \text{differing} \\ \text{in measure-} \\ \text{ments, but} \\ \text{of a normal} \\ \text{shape} \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \\ ++ \\ ++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++++ \\ ++++ \\ ++++ \\ ++++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \\ ++ \\ ++ \end{array} \right\}$
XV	Voorhout, sand	June 30	ripe	June 30—Oct. 6: 21.1°—26.6° C. (70°—80° F.)		Oct. 6	5 cm	April 14	$\left\{ \begin{array}{l} 1 \\ 5 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{normal} \\ \text{normal} \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++++ \\ ++++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \end{array} \right\}$
XVI	Voorhout, sand	July 1	ripe	July 1—Sept. 30: in non-heated place		Sept. 30	5 cm	April 14	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 10 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{normal} \\ \text{normal} \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} + \\ ++ \end{array} \right\}$
XVII	Haarlemmermeer-Polder, clay	June 26	ripe	June 26—Oct. 19: in non-heated place		Oct. 19	3 cm	April 7 & 14	$\left\{ \begin{array}{l} 4 \\ 5 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{normal} \\ \text{normal} \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} ++ \\ ++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} +++ \\ +++ \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} +++ \\ +++ \end{array} \right\}$

CHAPTER IV

DUC VAN THOL, WHITE MAXIMA

1. *Forced pot-cultures*

a. Experiments (treatments and results)

White Duc Maxima 11.12.26; 3.1.27 — 1; 12 AN

Experiment XVIII

Treatment

The treatment was exactly the same as of *Scarlet Duc I*.

Result

From some flowers the pollen was examined, the 11th of December. Only a few sterile pollen-grains occurred. The fertile ones differed very much in size. No diploid and tetraploid pollen-grains were found. Some flowers opened only after three weeks. They were examined on the 3rd of January. Rather many sterile pollen-grains occurred.

Sporadically globular diploid and tetraploid pollen-grains were observed. Moreover monoploid pollen-grains were present, not completely separated. In some cases the partition-wall was completely formed, in other cases only a stringing was to be seen. Fig. 20a and b.

With *Scarlet Duc I* the same treatment caused the originating of diploid and tetraploid pollen-grains. At *White Duc Maxima* XVIII however none originated or only a few.

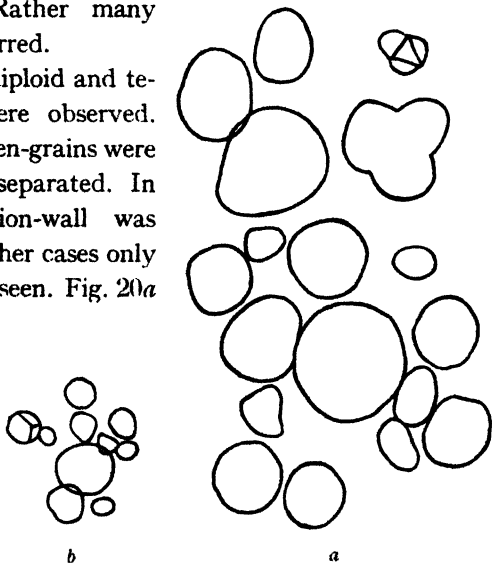


Fig. 20. *White Duc Maxima* XVIII. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains, in a drop of water, without cover-glass; a: magn. 58.5 \times ; b: magn. 130 \times .

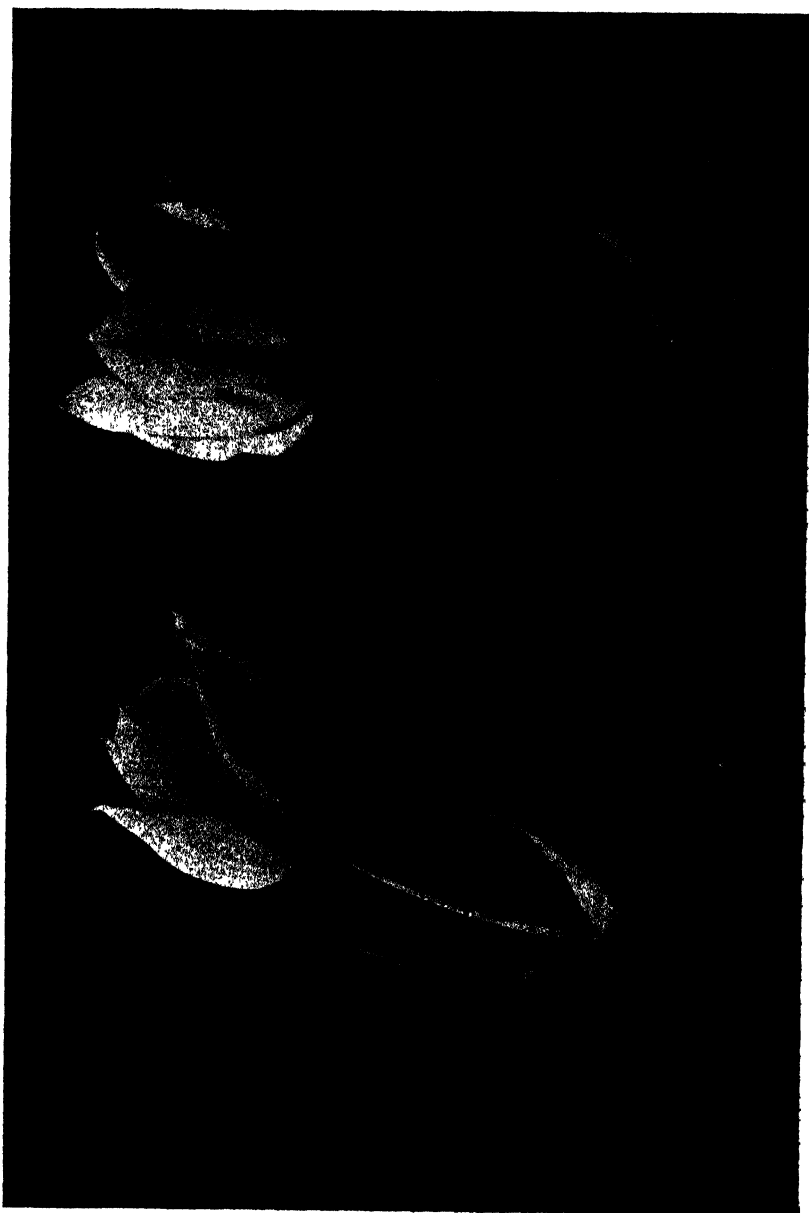


Fig. 8. *White Duc Maxima* with, on the right, its bud-variation, indicated in the text by *Som. Var. A*.

White Duc Maxima, Som. Var. A 17.12.26 — 5 AN

Of *White Duc Maxima*, apart from the mother-variety, the experiment was done at two bud-variations. They are indicated by Som. Var. A and B. They differ both from the mother by their larger sizes.

Experiment XIX

Treatment

This bud-variation, Fig. 8, was dug up when ripe on the 1st of June and put on the scaffoldings, not skinned, at a temperature of 21.1° C. (70° F.). On the 15th of July the bulbs were skinned and returned to the scaffoldings at a temperature of 18.3°—21.1° C. (65°—70° F.) until the 15th of August. From August the 15th till September the 1st they remained in a cool place, cooler than the outdoor-temperature. On the 1st of September the bulbs were planted in pots. These pots were covered with a layer of sand of 10 cm. On December the 15th the plants were put into the greenhouse and brought to flowering at a temperature of 21.1°—23.8° C. (70°—75° F.).

Result

Extraordinarily striking are the huge measurements of the tepals and the stamens. Still it appeared that the pollen-grains are of the same size as those of the other *Ducs*, so of *White Duc Maxima* too, from which this one has originated by somatic segregation, Fig. 21. Many sterile pollen-grains occurred. Diploid or tetraploid pollen-grains however, not at all or very sporadically.

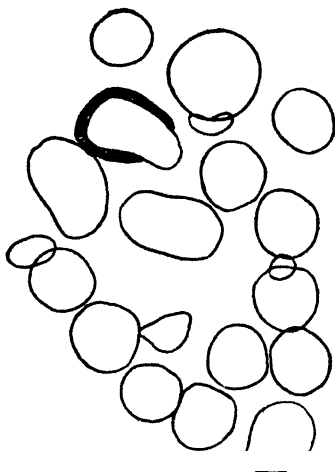


Fig. 21. *White Duc Maxima*, Som. Var. A XIX. Monoploid and diploid pollen-grains, in a drop of water, without cover-glass, magn. 130 ×.

White Duc Maxima 31.12.26 — 7 RO

Experiment XX

Treatment

The treatment was exactly the same as that of *Scarlet Duc* IV.

Result

The pollen of some flowers appeared to be equal. Rather many sterile pollen-grains occurred. A diploid or tetraploid one only sporadically.

In this case too the diploid and tetraploid pollen-grains of *Scarlet Duc* appeared to have developed in a greater number than at *White Duc Maxima*.

White Duc Maxima 6.1.27 — 20 SE

Experiment XXI

Treatment

The treatment was the same as with *Scarlet Duc* IV. So the bulbs have remained in a cool place in the store-house — 15.5°—18.3°C. (60°—65° F.) — from digging-time till planting-time. Then they were planted less deep than the bulbs of *Scarlet Duc* IV, so that they were exposed to sun-heat.

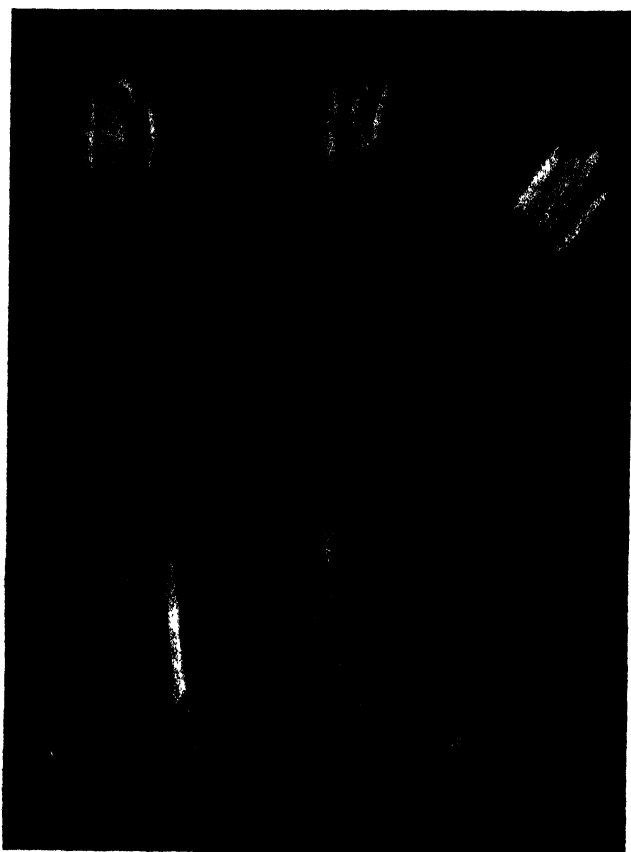


Fig. 7. 3 flowers of *White Duc Maxima* XXI.

Result

The anthers contained many diploid and tetraploid pollen-grains, Fig. 7. It was often not to be distinguished from that of *Scarlet Duc*.

A flower of a bulb which was planted in cold ground was also examined. The pollen-grains were still tetraedrical and small and for this reason not yet fit for examination.

It thus appears that the rather high temperature in September has not stunted the development of diploid and tetraploid pollen-grains.

White Duc Maxima 6.1.27 — 17; 20 EG

Experiment XXII

Treatment

This treatment was the same as of *Scarlet Duc* VI. In the store-house the bulbs were kept at a temperature of 10°—15.5° C. (50°—60° F.).

Result

All anthers of 4 flowers of different size were examined. The largest and the smallest flower were characterized by a great many small, sterile pollen-grains and by a form between sterile and normal fertile pollen-grains. It is possible that some diploid pollen-grains occurred. They were not to be told distinctly from the monoploid ones however. The pollen-grains of both other flowers were very equal in size, for the greater part fertile, only monoploid.

Later still 4 flowers were examined; 1st flower: normal, monoploid pollen-grains; 2nd flower (very small): many sterile pollen-grains, sporadically a strung diploid; 3rd flower: a great many sterile pollen-grains, further numerous diploid and tetraploid ones of varying appearance; 4th flower (the largest): rather many sterile pollen-grains, the normal fertile ones were in the majority however; very sporadically a diploid or tetraploid one.

Thus the same treatment of *White Duc Maxima* XXII and *Scarlet Duc* VI resulted in the non-development of diploid and tetraploid pollen-grains in a number of any importance.

White Duc Maxima, Som. Var. B 21.1.27 — 30; 31 TR

Experiment XXIII

Treatment

The bulbs came from the same lot as those used for Exp. XXV. Till June the 20th they had the same treatment as these. Then they were

kept in a non-heated room. On the 30th of September they were planted in pots and sunk at a depth of 15 cm. On the 2nd of January they were put into the greenhouse and forced in 10 days.

Result

The flower of this bud-variation on the field was decidedly bigger than that of *White Duc Maxima*. From 2 flowers the pollen of all anthers was examined. The differences between the pollen of the 12 anthers was very slight. Always diploid and tetraploid pollen-grains occurred sporadically. The pollen-grains, deviating from the normal, monoploids, were not globular mostly but they showed the well-known stringing, either with or without partition. Conf. 1928, Chapter III, and Fig. 22.

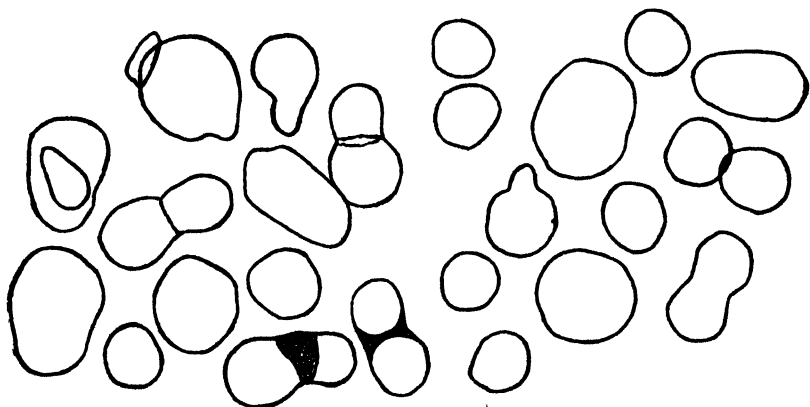


Fig. 22. *White Duc Maxima*, Som. Var. B XXIII. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains, in a drop of water. without cover-glass, magn. 130 \times .

b. Conclusions

As with *Scarlet Duc* it appears possible with *White Duc Maxima*, to obtain a great number of diploid and tetraploid pollen-grains by means of pot-cultures (Exp. XXI).

It further appears from the description of the Experiments and from the Tables that *White Duc Maxima* XVIII and *Scarlet Duc* I have treated in the same way. In the latter case duplication and quadruplication happened abundantly, not (yet) so in the first one.

The same is the case with *White Duc Maxima* XX and *Scarlet Duc* IV and with *White Duc Maxima* XXII and *Scarlet Duc* VI. In all

Experiments diploid and tetraploid pollen-grains occurred; in Exp. IV by far the most.

These Experiments indicate the probability that *White Duc Maxima*, in the circumstances given, concerning the production of diploid and tetraploid pollen-grains, does not react as quickly as *Scarlet Duc*.

2. Outdoor-cultures

a. Experiments (treatments and results)

White Duc Maxima, Som. Var. A 21.4.27 — 79 AN

Experiment XXIV

Treatment

This bud-variation was dug up when ripe, on the 1st of June, 1926, and scaffolded unskinned at an average temperature of 21.1° C. (70° F.). The temperature varied from 18.8°—23.3° C. (66°—74° F.). The bulbs remained here till October the 1st. Then they were skinned and planted again at Lisse, in sand, rich of humus, West of the Haarlemmermeer-Polder.

Result

The pollen of all anthers was examined of a flower which had passed on to scarlet halfway. It appeared to contain the highest percentage of diploid and tetraploid pollen-grains ever found in this bud-variation up to now.

Fig. 23.

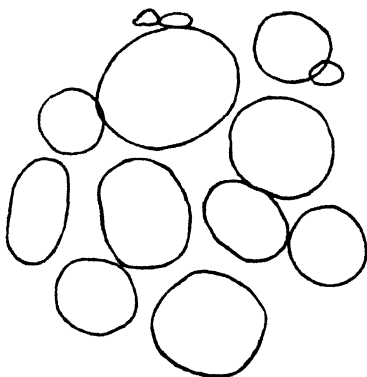


Fig. 23. *White Duc Maxima*, Som. Var. A XXIV. Monoloid, diploid and tetraploid pollen-grains, in a drop of water, without cover-glass, magn. 130×.

White Duc Maxima, Som. Var. B 2.5.27 — 96; 101; 111; 130 TR
Experiment XXV

Treatment

The bulbs were grown in dune-ground, rich of humus, at Lisse. They were dug up on the 20th of June, 1926. Though the bulb-skin was rather brown already, the bulbs were not completely ripe yet. The bulbs were dried at a temperature of 26.6° C. (80° F.). They were skinned after 14 days. Till planting-time the bulbs were exposed to various temperatures:

July 16—August 14	: 21.1°—25.5° C. (70°—78° F.).
August 15 and 16	: 26.6° C. (80° F.).
August 17—August 30	: 26.6°—23.8° C. (80°—75° F.).
August 31—September 1	: 26.6° C. (80° F.).
September 2—September 30	: 22.2°—25.5° C. (72°—78° F.).

On the 30th of September the bulbs were planted at normal depth.

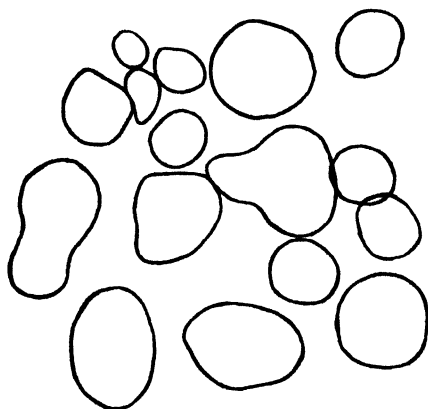


Fig. 24. *White Duc Maxima*, Som. Var. B XXV. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains, in iron aceto-carminine, with cover-glass, magn. 260 \times .

Result

The pollen of some flowers was examined. Diploid and tetraploid pollen-grains appeared to occur sporadically. Fig. 24. On the 12th of May iron-carminine-slides were prepared from the pollen of some flowers. On the 2nd of June it appeared clearly that many diploid and tetraploid pollen-grains occurred. Fig. 11, 12 and 13.

b. Conclusions

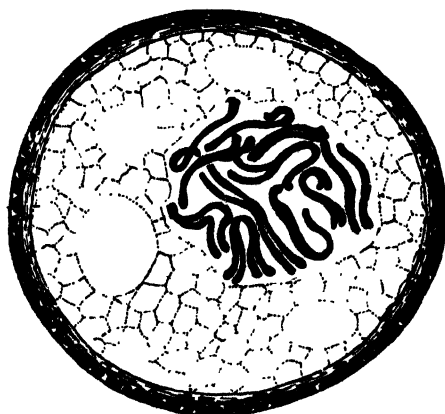


Fig. 11. *White Duc Maxima*, Som. Var. B XXV. Monoploid pollen-grain, vegetative nucleus in mitosis, 12 chromosomes; iron aceto-carminine-slide, magn. 1200 \times .

From the fact that in certain circumstances diploid and tetraploid pollen-grains *do not develop* (Exp. XVIII; XIX; XXII) whilst in other circumstances *they do*, and even in a great measure (Exp. XXI; XXIV; XXV), it follows that *external circumstances* cause the origination of these pollen-grains.

Exp. XXV shows best of all that the development or the non-development of

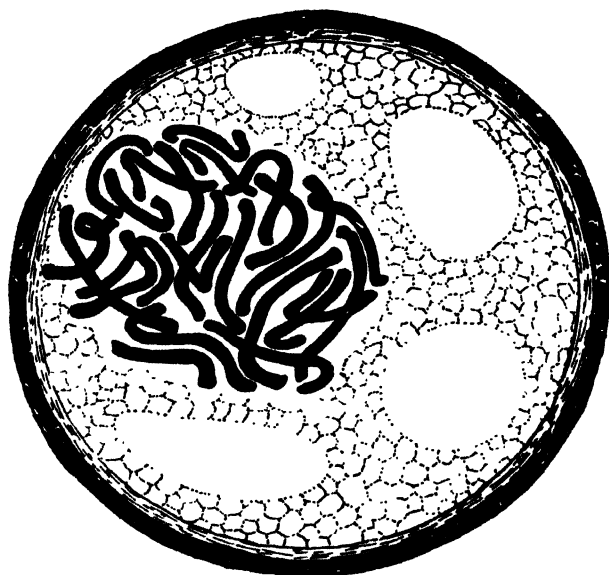


Fig. 12. *White Duc Maxima*, Som. Var. B XXV. Diploid pollen-grain, vegetative nucleus in mitosis, 24 chromosomes, iron aceto-carmin-slide, magn. 1200 \times .

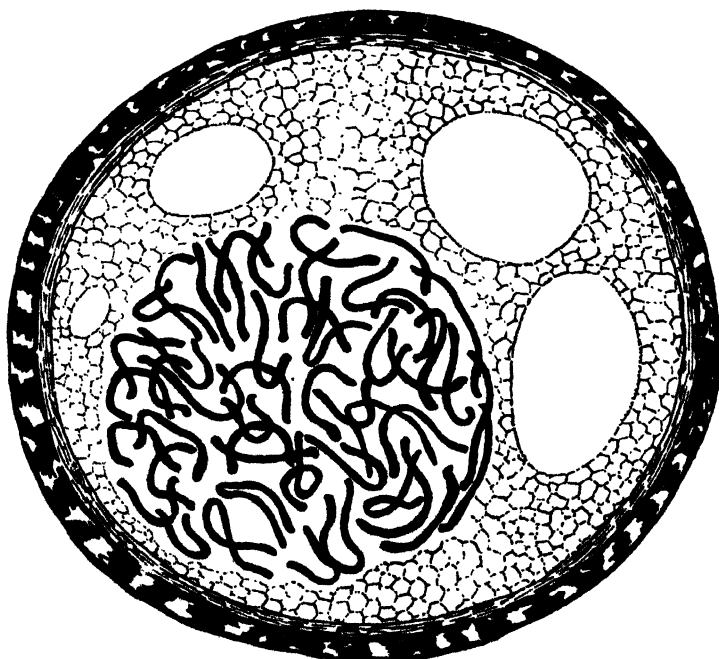


Fig. 13. *White Duc Maxima*, Som. Var. B XXV. Tetraploid pollen-grain, vegetative nucleus in mitosis, 48 chromosomes; iron aceto-carmin-slide, magn. 1200 \times .

diploid and tetraploid pollen-grains depends on slight deviation of the treatment. For in some flowers these pollen-grains occur sporadically and in others frequently.

With *White Duc Maxima* as with *Scarlet Duc* the Experiments do not indicate that the *Som. Var. A* (Exp. XIX; XXIV) and *B* (Exp. XXIII; XXV) should react upon the treatments concerned in a way different from that of the mother-variety *White Duc Maxima* itself.

The particulars concerning the Exp. XVIII—XXV are given in the table below.

Experiment	Place of culture and kind of ground	Time of digging	Ripe or not ripe	Drying & eventually ripening in the store-house	Afterwards till planting-time	Planting-time	Thick-ness of layer of ground	Placed in the green-house	Flower-ing-time	Num-ber of flowers exam-ined	Shape of tepals	Sterile pollen-grains	Fertile monoploid pollen-grains	Fertile diploid & tetraploid pollen-grains
XVIII	Boven-karspel, clay	June 5	ripe	July 2-8: 23.8°-26.6° C. (75°-80° F.) (as Sc. Duc I)	in cool place	Sept. 1	10 cm	Nov. 23	Dec. 11	4	normal	++	+++++	0
XIX (Som. Var. A)	Lisse, sand	June 1	ripe	June 1-July 15: 21.1° C. (70° F.) July 15-Aug. 15: 18.3°-21.1° C. (65°-70° F.)	in cool place	Sept. 1	10 cm	Dec. 15	Dec. 17	4	normal	+++++	+++++	0 or +
XX	Breerand, sand	June 5	ripe	in non-heated shed (as Sc. Duc IV)	in cool place	Sept. 1	15 cm	Dec. 16	Dec. 31	5	normal	+++++	+++++	+
XXI	Breerand, sand	June 5	ripe	in non-heated shed 15.5°-18.3° C. (60°-65° F.)	in cool place	Sept. 1	4 cm	Dec. 27	Jan. 6	3	normal	++	+++++	+++++
XXII	Rijnsburg, clay	June 5	ripe	in non-heated shed 10°-15.5° C. (50°-60° F.) (as. Sc. Duc VI)	in cool place	Sept. 20	not covered	Dec. 5	Jan. 6	$\left. \begin{matrix} 2 \\ 4 \end{matrix} \right\} 2$	normal normal	++ +++++	+++++	0 0 or +
XXIII (Som. Var. B)	Lisse, sand	June 20	not ripe	in non-heated place		Sept. 30	15 cm	Jan. 2	Jan. 21	2	normal	++	+++++	+
XXIV (Som. Var. A)	Lisse, sand	June 1	ripe	June 1-Oct. 1: 18.8°-23.3° C. (66°-74° F.)		Oct. 1	5 cm	—	April 1	1	normal	++	+++++	+++++
XXV (Som. Var. B)	Lisse, sand	June 20	not ripe	June 20-July 15: 26.6° C. (80° F.) July 16-Aug. 14: 21.1°-25.5° C. (70°-78° F.) Aug. 15 & Aug. 16: 26.6° C. (80° F.) Aug. 17-Aug. 30: 26.6°-23.8° C. (80°-75° F.) Aug. 31-Sept. 1: 26.6° C. (80° F.) Sept. 2-Sept. 30: 22.8°-25.5° C. (73°-78° F.)		Sept. 30	5 cm	—	Mei 2	$\left. \begin{matrix} 2 \\ 5 \end{matrix} \right\} 3$	normal normal	++ ++	+++++	+++++

CHAPTER V

THE REMAINING DUC VAN THOL-VARIETIES

1. *Forced pot-culture*

Experiment (treatment and result)

Duc van Thol, Single 13.3.27 — 55 AB

Experiment XXVI

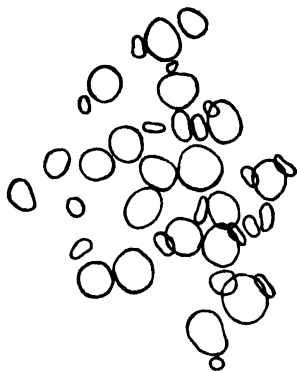


Fig. 25. *Single Duc XXVI*. Pollen-grains, probably monoploid, diploid and tetraploid, in a drop of water, without cover-glass, magn. 76.5 \times .

Treatment

This agreed with the treatment of *Scarlet Duc XII*. The flowers are forced however, though late in the season.

Result

Of 3 flowers all anthers were examined. Diploid and tetraploid pollen-grains sporadically occurred. Many were sterile. Fig. 25.

2. *Non-forced pot-cultures*

Experiments (treatments and results)

Duc van Thol-varieties *Cochincal* 8.1.27—21 SE

Rose do.

Yellow do.

Experiment XXVII

Treatment

The 3 *Duc van Thol-varieties* above-named have had the same treat-

ment as *White Duc Maxima* XXI, but that the flowers examined were not forced in the greenhouse.

Result

It is obvious, that the pollen-grains, when examined on January the 8th, were much smaller than those of *White Duc Maxima* XXI on the 6th of January. Those of *Yellow Duc* had developed most and thus were the biggest ones.

Cochineal Duc. Very sporadically strikingly large pollen-grains occurred, probably tetraploid pollen-grains. Fig. 26.

Rose Duc. Sporadically diploid and tetraploid pollen-grains were found. See further *Rose Duc*, Exp. XXIX.

Yellow Duc. Repeatedly such large pollen-grains were observed. Fig. 27.

Thus *Yellow Duc* had developed more diploid and tetraploid pollen-grains than the other 3 varieties, exposed to the same circumstances.

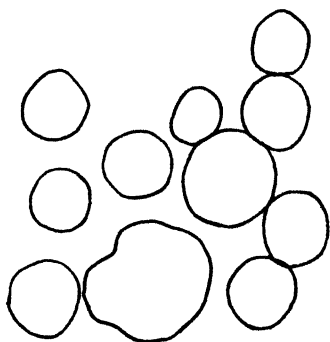


Fig. 26 *Cochineal Duc* XXVII. Monoploid, diploid and tetraploid pollen-grains, in a drop of water, without cover glass, magn. 1.0 \times .

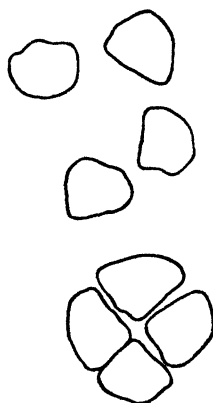


Fig. 27. *Yellow Duc* XXVII, dug up outdoors January the 8th, 1927. Monoploid pollen-grains, in a drop of water, magn. 260 \times .

3. Outdoor-cultures

Experiments (treatments and results)

Cochineal Duc 13.4.27 — 75; 77 SL

Experiment XXVIII

Treatment

The treatment practically agreed with that of *Scarlet Duc* XIV. The bulbs were dug up when ripe, however. The garden at Lisse where

the bulbs were planted has a ground of sand and rich humus and is situated warm.

Result

From some flowers all anthers were examined on the 13th of April. Only sporadically a diploid pollen-grain occurred. For this variety the examination was repeated some days later at some flowers of the same lot, with similar result.

<i>Duc van Thol-varieties</i>	<i>Single</i>	2.4.27 — 61; 66 AB
	<i>Cochineal</i>	do.
	<i>Orange</i>	do.
	<i>Rose</i>	do.
	<i>Variegated</i>	do.
	<i>Violet</i>	do.
	<i>White</i>	do.
	<i>Yellow</i>	do.
	<i>Double</i>	do.

Experiment XXIX

Treatment

The treatment was exactly the same as of *Scarlet Duc XII*.

Result

Single. According to the grower of whom the writer received

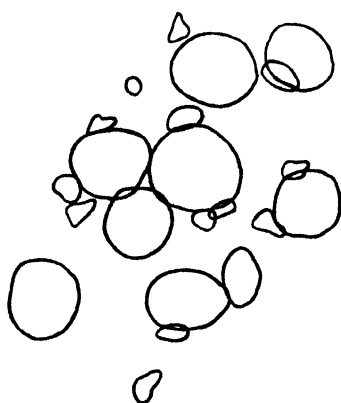


Fig. 28. *Single Duc XXIX*. Monoploid pollen-grains, in a drop of water, without cover-glass, magn. 130 \times .

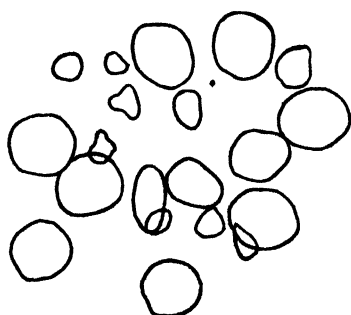


Fig. 29. *Cochineal Duc XXIX*. Do.

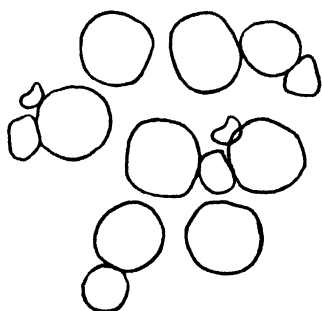


Fig. 30. *Orange Duc XXIX. Do.*

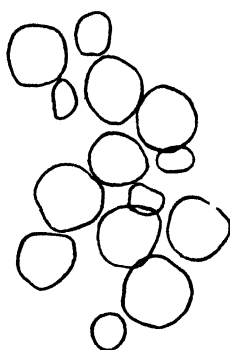


Fig. 32. *Variegated Duc XXIX. Do.*

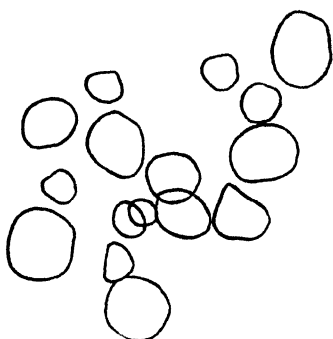


Fig. 31. *Rose Duc XXIX. Do.*

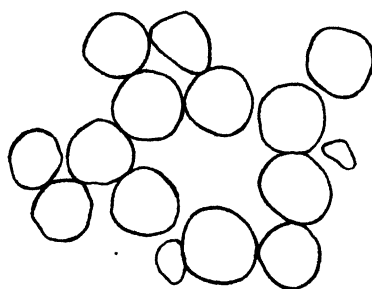


Fig. 33. *Violet Duc XXIX. Do.*

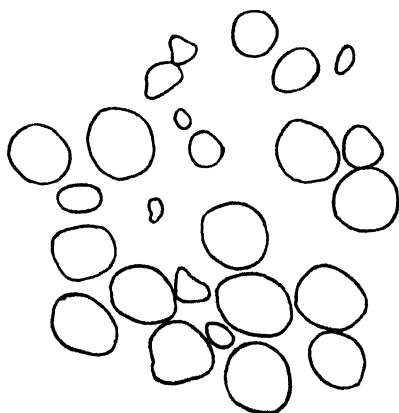


Fig. 34. *White Duc XXIX. Do.*

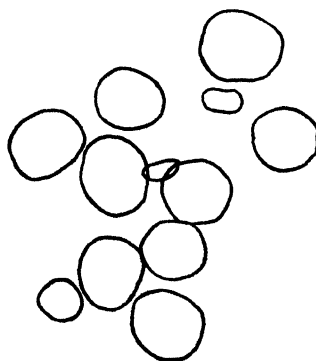


Fig. 35. *Yellow Duc XXIX. Do.*

this plant, it comes from the boards of the Caspian. It is grown during some years in Holland, by the name of *Tulipa odoratissima*. See Syn. Mitteleur. Fl. von Asch. u. Gr., Bd III, 1905—1907, p. 209. Of all varieties this one is the earliest. The anthers are short and narrow, pointed, dark-violet. As many sterile as fertile pollen-grains occurred, diploid and tetraploid pollen-grains were not found. Fig. 28.

Cochineal Duc. The anthers are rather long and narrow. They contained a little pollen. Rather many sterile pollen-grains occurred; no diploid and tetraploid ones however. Fig. 29.

Orange Duc. The anthers are long. Rather many sterile pollen-grains occurred but none, or very sporadically, diploid pollen-grains. Fig. 30.

Rose Duc. The anthers are long. They contained little pollen. Rather many pollen-grains were sterile. No diploid and tetraploid pollen-grains were found. Fig. 31.

Variegated Duc. The anthers are long and pointed. They contained a little pollen. Many pollen-grains were sterile. Possibly no diploid and tetraploid pollen-grains. Fig. 32.

Violet Duc. The anthers are very long and pointed and contained little pollen. A moderate number of pollen-grains was sterile. No diploid and tetraploid pollen-grains were observed. Fig. 33.

White Duc. The anthers are long and narrow. They contained little pollen. Many sterile pollen-grains occurred. No diploid and tetraploid ones were observed. Fig. 34.

Yellow Duc. The anthers not long and narrow but of moderate length and breadth. Not many sterile pollen-grains. No diploid and tetraploid pollen-grains observed. Fig. 35.

Double Duc. This is the only *Duc van Thol*-variety mentioned which is double-flowering. The flowers contain many normally formed, long, narrow, violet-coloured anthers. Very many sterile pollen-grains occurred, the highest percentage observed at *Duc van Thol*-varie-

ties. Diploid and tetraploid pollen-grains were not found. Fig. 36.

Conclusions

From Exp. XXIX, in relation with Exp. XII (*Scarlet Duc*) it may be concluded that the *Duc van Thol*-varieties concerned react very differently upon the treatment in question. Whilst, in the circumstances given, *Scarlet Duc* formed numerous diploid and tetraploid pollen-grains, the other varieties developed none or hardly any (see *Orange Duc*).

This does not mean however that the genetic constitution of these varieties is such that fertile diploid and tetraploid pollen-grains can not develop. Exp. XXVII and XXVIII prove it otherwise (*Cochineal Duc*, etc.).

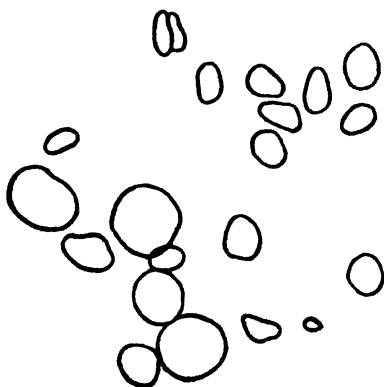


Fig. 36. *Double Duc* XXIX. Do.

Supposed that *Single Duc* (*Tulipa odoratissima*, conf. p. 130) were a pure homozygous species — which the author decidedly doubts — than the impossibility does not follow from this Exp. that this species develops diploid and tetraploid pollen-grains, notwithstanding the fact that it did not develop such pollen-grains.

It is striking, excepting *Violet Duc*, that many sterile pollen-grains occurred. Thus the possibility exists that abortive diploid and tetraploid pollen-grains are amongst them.

One may have noted from the deviating reactions on the different external circumstances that the relation of *White Duc* and *White Duc Maxima* is otherwise than that of *Scarlet Duc* and *Scarlet Duc Maxima*. In the former case two hybrids originated absolutely apart from one another; in the latter a somatic variation and its mother-variety.

The particulars of the Exp. XXVI—XXIX are recorded in the table below.

DUC VAN THOL, SINGLE. *A. Forced Pot-culture*

Experiment and varieties of Duc van Thol	Place of culture and kind of ground	Time of digging	Ripe or not ripe	Drying & eventually ripening in the store-house	Afterwards till planting-time	Planting-time	Thickness of layer of ground	Placed in the greenhouse	Flowering-time	Number of flowers examined	Shape of tepals	Sterile pollen-grains	Fertile monopollen-grains	Fertile diploid & tetraploid pollen-grains
XXVI Single	Overveen, moor & sand	July 15	ripe	July 15—Oct. 1: in non-heated place	Oct. 1—5: 15.5°—21.1°C. (60°—70° F.)	Oct. 5	15 cm	February 27	March 13	3	normal	++++	+++	+

DUC VAN THOL, COCHINEAL, &c.: *B. Non-forced pot-cultures*

XXVII { Cochineal Rose Yellow	Cochineal	Breezand, sand	June 5	ripe	in non-heated shed 15.3°—18.3° C. (60°—65° F.)	in cool place	Sept. 1	15 cm	—	April; examined however	3	normal	++	+
	Rose										3	normal	+++	+
	Yellow									January 1	3	normal	+++	++

DUC VAN THOL, COCHINEAL, &c.: *C. Outdoor-cultures*

XXVIII Cochineal	Lisse, sand and rich humus	June 15	ripe	June 15—July 13: 23.8°—26.6° C. (75°—80° F.)	July 13—Sept. 7: 21.1°—23.8° C. (70°—75° F.)	Sept. 7	8 cm	—	April 4	5	normal	+	+++	+
XXIX { Single Cochineal Orange Variegated Rose Violet White Yellow Double	Overveen, moor & sand	July 15	ripe	July 15—Oct. 1: in non-heated place (as S. Dun XII)	Oct. 1—5: 15.5°—21.1°C. (60°—70° F.)	Oct. 5	5 cm	—	April 2	2	normal	++	+	0
											2	normal	++	0
											2	normal	++	0 or +
										2	normal	++	+	0
											2	normal	++	0
											2	normal	++	0
										2	normal	++	+	0
											2	normal	++	0
											2	normal	++	0
										2	normal	++	+	0
											2	normal	++	0
											2	normal	++	0

CHAPTER VI

FURTHER STATEMENT OF THE CAUSE OF DUPLICATION AND QUADRUPLICATION

1. *Motives for the Experiments executed*

Due to the fact that — intentionally — *Duc van Thol-Tulips* were chosen as examination-objects, it has become much more difficult to get a view on the complete series of Experiments.

It may not always be easy for those who are not at home in bulb-growing and in the various methods applied, to see the relation between the factors observed, and to comprehend why a certain treatment was followed.

For this reason the writer has endeavoured — see later — to give a clear explanation of the manner in which the bulbs are being treated in the culture and to state the reasons why this happens thus.

The reason why *Duc van Thol-Tulips* were chosen in the first place is that these are very easily subjected to circumstances so as to cause development of diploid and tetraploid pollen-grains.

Furthermore this section of *Tulips* is grown in widely different ways Conf. Introduction to the Experiments concerning *Scarlet Duc*, p. 133.

The causes of development of diploid and tetraploid pollen-grains are to be studied most effectively at *Duc van Thol-Tulips*. It has been stated repeatedly already that the development or the non-development of diploid and tetraploid pollen-grains depends on external circumstances.

From the descriptions and from the tables it follows that the circumstances under which diploid and tetraploid pollen-grains did not develop were rarer than those where they did. For *Scarlet Duc* and *White Duc Maxima* it will probably be more difficult to cause the non-development than otherwise.

The circumstances under which they develop may even differ widely. It appears that, from the descriptions and tables, it cannot be stated immediately why in some cases no duplication and quadruplication happened whilst in all the others they did. It is difficult to make an exact separation between the treatments which resulted in the non-development of diploid and tetraploid pollen-grains and in those which caused the development.

It has become clear, undoubtedly:

1. that the treatments may really be reduced to exposures of the plants to a series of temperatures which differed more or less for each Exp.;
2. that in relation to this the stages of development of the flowers at planting-time were very much different.

It has to be stated now:

1. whether the duplication and quadruplication are related with these differences in the stages of development, i.e. chiefly or completely to the exposing of the plants to different temperatures *before meiosis*;
2. whether the cause may only be found in the temperature *at meiosis*;
3. whether both circumstances have an influence.

There may be investigators — the writer omits the quoting of literature — who look upon the temperature during meiosis as the only cause of duplication and quadruplication.

Should this supposition be right, then the whole experiment would be reduced to a simple laboratory-experiment, by taking care to expose the bulbs in meiosis to the temperature required, a temperature to be fixed for each variety separately.

The treatment before should not have any influence.

This might be an experiment like Exp. X. Here the temperature required was obtained very easily. As the bulbs had been subjected to the same treatment, they even had been next to each other till after meiosis, it might be supposed that they would execute the reduction-division at the same moment or that they would experience the same stunting.

Still it has already been stated and the table indicates the same, that differences occurred in the quantity of diploid and tetraploid pollen-grains.

Moreover we have stated — see amongst others Exp. VI, XIX and XXII — that small differences within the limit of the Exp. may decide the duplication and quadruplication.

Further at one flower the results in the outer whorl of stamens may differ from those in the inner one. The fact that the forming of the flower-organs happens from the outside to the inside, thus that, as far as the stamens are concerned, first the outer whorl and afterwards the inner one grows, is perhaps not without influence on the less or greater measure of development of diploid and tetraploid pollen-grains. And even in one anther the results may differ absolutely between the top and the bottom.

If for all pollen-mothercells in such an anther meiosis happens at the same time, then different temperatures should have influenced at that moment within this anther.

If meiosis does not occur at the same time, then different temperature-circumstances should make themselves felt in rapid succession. The question is still unanswered whether the temperature during meiosis is really the only cause.

The supposition is very reasonable that also through the particular treatments i.e. due to the varying temperatures during meiosis, small deviations of sensibility demonstrate, that cause duplication and quadruplication.

Moreover the probability exists that these deviations together with the temperature during meiosis cause the development of duplication and quadruplication.

One has to remember the more or less unequal distribution of reserve-material which may influence the nucleo-plasmic ratio; the chemical constitution of the cell-products being formed, that may create a situation which causes in certain circumstances — i.e. first of all a certain temperature — the development of diploid and tetraploid pollen-grains.

Attention is here drawn to the fact that never all pollen-grains were duplicated or quadruplicated.

This is the reason that the writer has judged it necessary to minutely prepare the treatments of the bulbs and to record them. He also noticed the temperatures during reduction-devision.

2. *The treatment of the bulbs and the reason hereof. The temperature before the moment of meiosis and its influence*

a. *The development of the plants examined*

Any one who has taken the trouble, by microscopical examination, to state how a tulip-plant and its bulb develop, can better see the reason to the treatments of the bulbs as described in the following.

The flower of a plant which flowered in the spring of 1927 (or in the last month of 1926) started its forming within the bulb, mainly after the digging-up in the summer of 1926 and in the first time of being kept in the store-house, the period of "pre-heating" (Dutch: "vóórverwarmen") or the so-called "ripening off" (Dutch "afrijpen"), see further.

The forming of the leaves happened wholly or almost wholly before this. At the same time when *in 1926* this forming of leaves and flower-parts and also of the roots took place, the bulb where this happened chiefly developed *in 1925*.

The bulb started its forming in 1925 as a side-shoot in the axil of the inner bulb-scale of the bulb which flowered in the spring of 1926, see e.g. THILO IRMISCH, *Zur Morphologie der monokotylyschen Knollen- und Zwiebelgewächse*, Berlin, G. Reimer, 1850, Tab. V, Fig. 1—11.

The young bulb may even have started its forming some time before the digging-up.

The forming of the bulb-parts which probably was only finished in the first months of 1926 was followed by the stretching of the bulb-parts or the stretching concurred partially with the forming. These stages of forming and stretching mainly follow one another by the other organs of the tulip-plant as well.

The flowers which flowered in the spring of 1927 thus have originated in bulbs which developed the year before. These bulbs may have experienced some influence to the good or to the bad of the circumstances in which their mother-bulbs — which flowered in the spring of 1926 — were grown. So it is not imaginary that these circumstances still demonstrate even in the non-development or the development of diploid and tetraploid pollen-grains. In 1926, between digging- and planting-time, the leaves and flower-parts were formed (mainly).

b. Time of digging. Digging ripe or not ripe.

Often the bulbs are being dug up when the bulb-skin is still white, so when the bulbs are not ripe yet. They are being subjected in the store-house to a temperature of 25.5° — 26.6° C. (78° — 80° F.) for some five days. This is done to further the development of the flower, to bring out the flowers which are going to be forced, more easily. One thus prevents the unfavourable influences which the Dutch climate often effects on the process of "ripening off". When the bulbs thus treated are being exported, one keeps a sample so as to be enabled to control the bulbs delivered on the forcing-capacity. The skin becomes brown by the heating. If the bulbs were shipped when the skin was still white they would mould. This treatment is called "pre-heating" (Dutch "vóórverwarming" or "vóórstoken").

After the 5 days heating the bulbs are put in a cool place.

At the bulbs, intended for export, young bulbs have developed. These young bulbs form the so-called "planting-stock" (Dutch: "plantgoed"). In September or October they are planted again. These bulbs thus have undergone the pre-heating together with the export-stock. If one planted them again thus, then their young leaves would show themselves at the end of January already in Holland and thus run the risk of freezing. Experience now taught one many years ago that heating applied after the ripening of the bulbs — outdoors or by pre-heating in the store-house — stunts the development. Therefore, the bulbs which have to be planted out-doors are being subjected to a temperature of 21.1° — 23.8° C. (70 à 75° F.), from the middle of August or September till planting-time, i.e. till the middle or the end of October.

This temperature is slightly less than the temperature of pre-heating. This treatment is called: "post-heating" (Dutch "náverwarmen" or "tegenstoken"). So it only happens to retard the flowering so as to be safe against the night-frosts in the spring. The farther the flower is finished in the higher temperature, the slower is its further development. It would be decidedly wrong to post-heat the bulbs intended for forcing, i.e. the export-bulbs and samples. Thus these bulbs are being kept as cool as possible after the post-heating which generally happens in a place where the temperature is 15.5° — 18.3° C. (60° — 65° F.). A temperature of 9° C. (48° à 49° F.) would be better, as one experienced.

The pre-heating must not be continued too long, preferably not longer than after the forming of the outer whorl of tepals. This at least appeared at a *Darwin-Tulip*.

Between the times of pre- and post-heating a period exists when no heating is applied, unless the summer be very wet. In the latter case one may apply some heating.

It is obvious that in the cases when during the whole period from digging- till planting-time no heating happened the bulbs remained wet much longer the ripening was much slower. In the province of North Holland, north of Alkmaar amongst others, the bulbs are not heated till they are dry. The result is that they are still moisty from 3—4 weeks after the digging-up. It is very well possible that this also has some influence.

When the bulbs are dug up ripe, the pre-heating is never applied, as the coat is brown and dry then and the flower has reached the stage of development wanted. If the heating were applied now, the result would be that new young bulbs would grow. From 3 larger bulbs one would then get 6 small ones and thus many small flowers. The growers had to spend thousands before they got this experience. The large bulbs would thus entirely "splinter" (Dutch: "versplintieren"). They would get "burned" (Dutch: "verstoekt"), as it is called.

The growers who use the primitive culture of *Duc van Thol* (conf. p. 133) never dig the bulbs prematurely as they miss the opportunity of pre-heating which prevents the possibility of artificially change the coat-colour from white into brown. Now special Christmas-forcers, like *Duc van Thol*, are early by nature. So when the time of digging begins, then the leaves have generally died already. Thus the bulbs are dug when ripe, i.e. with a brown coat, which makes pre-heating superfluous. Still, in the cases described, such bulbs, dug when ripe, were pre-heated sometimes. (See further p. 186, &c.).

Moreover the writer took care to include in his Experiments also *Ducs*, dug up prematurely, viz *Scarlet Duc Som. Var. A.* (Exp. V and XIV) and *White Duc Maxima, Som. Var. B.* (Exp. XXIII and XXV). This explains partially that the development-stage in one Experiment differed greatly from that in an other one, at the time of digging.

The results of Exp. V and XIV differ very much. Also these of Exp. XXIII and XXV.

The outdoor-cultures were most favourable for the duplication and quadruplication of pollen-grains, at least in these cases.

One sees from this that the premature digging itself, as only factor, cannot possibly have had any direct influence

When the digging begins, there are some amongst the other *Ducs* that have not ripened yet.

It appears from Exp. XXIX however that they were dug up so late — the 15th of July — that unripeness is absolutely out of question.

c. Skinning

The skinning of the bulbs often happens directly after the digging, but also often some time afterwards. In a big business where from 15 to 20 men are digging at the same time, the skinning cannot be kept pace with after some 2 days. The skinning is generally done by some women or girls. Then the bulbs are shelved unskinned. These remain there for some time, whilst those that come in freshly, are being skinned first. Thus the skinning happens as quickly as possible but at convenience. It does not correspond in any way with pre- or post-heating.

The large, full-grown bulbs, the so-called "toppers", must be skinned, as they principally form the export-material, the "delivery" (Dutch: "het leverbaar"). As stated before, young bulbs have developed at these bulbs. These are skinned at the same time. These young ones, the "planting-stuff", or "seed-stuff" (Dutch: "het plantgoed" or "het zaadgoed") are thus planted outdoors when "clean". When they are dug up next year they have grown larger and rounder. Young bulbs have not yet formed. These bulbs, thus grown during one year without the mother-bulb, which must be planted outdoors again as they are not fit for export yet, are not skinned but only sieved by which treatment they already lose many dry outer coats.

When the bulbs pierce the skin with the roots, after being planted, they rid themselves of their most loose skins.

When skinning the full-grown ones it clearly appears how utterly different in size, toughness and hairiness the coats may be at each variety. If the coat is not easily taken off without risking to injure the discus then the treatment is generally reduced to taking-off the young bulbs.

The bulbs used for the 29 Experiments executed had all been skinned. Though the skinning has not to be regarded as a factor of any interest in relation with the intention of the Exp. described, still it is reported here for the sake of completeness, how, when and at which bulbs it happened.

d. Drying and eventually ripening in the store-house. Afterwards till planting-time

A In 9 cases difference of temperature from planting- till digging-time was not intentionally caused.

1. In 7 cases out of these (Exp. VIII, IX, XI, XIII, XVI, XVII and XXIII) the bulbs have not been exposed to artificial heat in the period from digging- till planting-time.

The influence of sunheat on the greenhouse caused the temperatures of Exp. XIII to be very varying. Here no diploid and tetraploid pollen-grains occurred. In the other cases too the temperature outdoors of course often influenced the temperature in the store-house.

It is universally known that bulbs which are being stored at a low temperature, develop their roots very quickly whilst the plants grow and flower very early, but also that the flowers are very often small and characterized by misshapes.

Perhaps this may be connected with the stunting that results in diploid and tetraploid pollen-grains.

2. In 2 cases (Exp. XV and XXIV, both outdoor-cultures) the artificial heat applied throughout the whole period was equal. For forcing-plants such a treatment would have been improper; for, the further the development proceeded outdoors before the digging, the shorter they have to be stored at a high temperature ($20^{\circ}\text{C.} = 68^{\circ}\text{F.}$). And still these bulbs were dug up when ripe. It is known already that duplication and quadruplication happened in an important measure.

B In 19 cases difference in temperature was caused between the first and second part of this period, thus:

1. First and second part artificial heat; in the second part temperature slightly lower: Exp. XIV and XXVIII.

2. First part artificial heat; in the second part the bulbs were kept in a cool or at least a non-heated place: Exp. I, II, III, V, X, XVIII and XIX.
3. First part no artificial heat; second part the bulbs in a cool place: Exp. IV, VI, VII, XX, XXI, XXII and XXVII.

C In 1 case (Exp. XXV) artificial heat was applied, causing the temperature to variegate.

e. Planting-time. Eventually placing in the greenhouse. Flowering-time

The planting-time of the pot-cultures varied from August the 26th (Exp. III) till December the 18th (Exp. X). In the first case the growth of the roots happened before meiosis and in the second case afterwards.

As a rule pot-planting is started early; never later than the end of August or the first days of September. Any delay would cause none or very little success concerning the Christmas-forcing.

Earlier or later digging and other factors do not influence the planting-time, neither do they correspond with it. One only takes the date.

The planting-time of outdoor-cultures varied from August the 31th (Exp. XIII) till October the 19th (Exp. XVII). This generally depends on the other jobs at hand.

The flowering-time of forced pot-cultures varied from December the 11th (Exp. I) till March the 13th (Exp. XXVI) which proves the intimate relation with the date of shifting the bulbs to the greenhouse. If this does not happen (non-forced pot-cultures) it may be the same of that of the outdoor-cultures.

The flowering-time of the outdoor-cultures started on March the 31st (Exp. XI) and ended May the 2nd (Exp. XXV).

When only comparing the results of Experiments III and X, both concerning *Scarlet Duc*, it becomes clear that the planting-time, and in relation with this the time of growing of the roots, is of no special importance to the development of diploid and tetraploid pollen-grains.

The earlier or later transfer to the greenhouse or the flowering of pot-cultures outdoors (Exp. IX, X, XXVII) neither have any influence.

It may however influence the germinating of the pollen-grains (Exp. I). This may happen at great moisture or warmth.

3. *The temperature of the Dutch soil, during the meiosis, and its influence*

a. *Some outstanding Experiments*

Regarding the question after the influence of the temperature to which the bulbs are exposed during the reduction-division (roughly from September the 15th — October the 15th) the following Experiments especially should be noted:

*The bulbs originate from the same lot. Thus for years they have been subjected to the same external circumstances.

**The difference in treatment has begun at the time of digging-up.

Exp. XIX and XXIV (*White Duc Maxima*, *Som. Var. A*); the results too were very different. In the first case none or almost no diploid and tetraploid pollen-grains developed, in the second case they developed in large degree.

Exp. XXIII and XXV (*White Duc Maxima*, *Som. Var. B*); the results too were very different. In the last case the phenomenon of duplication and quadruplication appeared much more often than in the first one.

**The difference in treatment has begun with the moment that the bulbs, destined for early forcing, were placed in a cool place.

Exp. II and XIII (*Scarlet Duc*); untill July 15th the treatment has been the same. After this it became different. With *Scarlet Duc* XIII the phenomenon of the duplication and quadruplication did not appear, with *Scarlet Duc* II it did.

Exp. V and XIV (*Scarlet Duc*, *Som. Var. A*); untill July 13 they were subjected to the same treatment. With *Scarlet Duc* XIV the phenomenon of the duplication and quadruplication appeared in a much greater measure than with *Scarlet Duc* V.

******The difference in treatment has begun at the time of planting.

Exp. XXVI and XXIX (*Duc van Thol*, *Single* = *Tulipa odoratissima*); not until October 5, shortly before the moment of the meiosis, the treatment became different. In the first case diploid and tetraploid pollen-grains did develop, in the second case they did not.

*****The bulbs originate from different lots. As they were planted on the same place and in the same way, they experienced the same temperature in the soil after planting-time.

Exp. XV and XVI. It may be accepted for both *Scarlet Ducs* that they experienced the same temperature after planting-time in the sandy ground at Voorhout. Many diploid and tetraploid pollen-grains have originated. Before planting-time the bulbs were exposed to different temperatures. Thus this did not end in a different result concerning duplication and quadruplication.

Exp. XVIII (*White Duc Maxima*) and XIX (*White Duc Maxima*, *Som. Var. A*). After September 1 the treatment was exactly the same. With both none or almost no duplication and quadruplication at all occurred. The same *Som. Var. A* as meant in Exp. XIX, gave diploid and tetraploid pollen-grains abundantly in Exp. XXIV. In the last case the bulbs were exposed to a lower temperature.

Exp. XXVII and XXIX. With *Cochenille*, *Rose* and *Yellow Duc*, which were planted in the same ground outdoors as *Single Duc* XXIX, and on the same date too, the diploid and tetraploid pollen-grains failed also, as with this *Single Duc*.

With the *Cochenille*, *Rose* and *Yellow Duc* XXVII, planted in pots, they appeared however, as well as with the *Single Duc*, planted in pots (XXVI).

*****The bulbs originate from different lots. After digging-up they were subjected to exactly the same treatment. As the pots were not sunk and covered with a layer of ground, the bulbs were exposed to the direct influence of the sun-rays after planting-time.

Exp. VI (*Scarlet Duc*), Exp. VII (*Scarlet Duc*, *Som. Var. B*) and Exp. XXII (*White Duc Maxima*). After planting-time, September 20, these varieties were subjected to exactly the same treatment, see above. So the fluctuation of temperature was greater than in normal cases. In all three cases few or no diploid and tetraploid pollen-grains have originated.

By these facts one is suggested strongly to the acceptance that the temperature to which the bulbs are exposed at the time of the moment of meiosis is of great influence on the origination of diploid and tetraploid pollen-grains.

b. Air-temperature and soil-temperature
in autumn

Here some data follow, relating the air- and soil-temperature in the flowering-bulb-district, in the autumn.

The following table renders a comparison between the air-temperatures of September till December in 1926 and 1927. The dates of highest and lowest temperature is put in brackets.

1926	highest		lowest		1927	highest		lowest	
	C.	F.	C.	F.		C.	F.	C.	F.
Sept.	26.7 (Sept. 20)	80	7.8 (Sept. 26 & 27)	46	Sept.	25.6 (Sept. 1)	78	7.8 (Sept. 27)	46
Oct.	18.3 (Oct. 6 & 8)	65	3.3 (Oct. 24)	38	Oct.	17.2 (Oct. 2 & 7)	63	6.1 (Oct. 11)	43
Nov.	13.9 (Nov. 19)	57	+1.1 (Nov. 2)	34	Nov.	15.6 (Nov. 2)	60	-3.3 (Nov. 22)	26
Dec.	9.4 (Dec. 9)	49	-1.7 (Dec. 26)	29	Dec.	8.9 (Dec. 6 & 23)	48	-10.6 (Dec. 20 & 21)	13

The following gives an impression of the climate in Holland, as it is in normal cases during the period concerned.

The data count for the whole country. In 1927 the first decade of September chiefly belonged to a dry period. The mean temperature ($18.4^{\circ}\text{C.} = \pm 65^{\circ}\text{F.}$) was much higher than normally and corresponded about with the normal temperature of midsummer. The mean maximum-temperature ($21.9^{\circ}\text{C.} = \pm 72^{\circ}\text{F.}$) was still higher than in the corresponding season of the previous year when September gave a fair late summer. Then it rained on several days however. Even as in 1926 the mean minimum-temperature was high ($15.1^{\circ}\text{C.} = \pm 59^{\circ}\text{F.}$). Night-frosts occurred in October 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 13, 16, 21 but were of no importance.

The number of hours of sunshine 1399 was about normal. The first 4 months of the year the temperature was higher than normal, in May and June decidedly lower, from July—October 20 about normal. From October 20—November 10 much higher than normal and afterwards nearly always lower. The highest temperature ($29.9^{\circ}\text{C.} = \pm 86^{\circ}\text{F.}$) was on July 5, the lowest ($11.9^{\circ}\text{C.} = \pm 53^{\circ}\text{F.}$) on December 21.

The temperature to which the bulbs are being exposed when they are kept in a non-heated room, from digging- till planting-time often varies from 18.3° — 21.1°C. (65° — 70°F.). Especially in the middle of September when for the farthest developed flowers the reduction-division can begin, one observes that in such non-heated and non-sunned room the temperature decreases rapidly. Thus, e.g., it had gone down from 17.8°C. (64°F.) on September 11, 1927. There was hardly any increase afterwards.

How about the soil-temperature in the bulb-country? The writer was able to make a comparison between these temperatures from Juni 9—July 8, 1927 and from November 2—November 26, 1927.

In the first case the lowest temperature (June 10 and June 27, 6 a.m. was 10.1°C. (50°F.) and the highest (June 17 and July 6, 2 p.m.) 25.6°C. (78°F.).

In the second case the lowest temperature was 3.3°C. (38°F.) and the highest 11.7°C. (53°F.); a more detailed record is found in the following table. It must be stated that the weather in November 1927 was extraordinary soft.

Like in June the temperature was controlled in November at morning, in the afternoon and at night.

November	morning		noon		evening	
	C.	F.	C.	F.	C.	F.
2	11.1	52	11.7	53	8.9	48
3	8.3	47	10.6	51	10.1	50
4	10.6	51	10.6	51	10.1	50
5	10.1	50	11.1	52	10.6	51
6	10.6	51	10.1	50	9.4	49
7	8.3	47	8.9	48	7.8	46
8	9.4	49	11.1	52	10.6	51
9	10.6	51	11.7	53	11.1	52
10	10.1	50	10.1	50	10.6	51
11	10.1	50	10.6	51	10.1	50
12	8.3	47	7.2	45	6.1	43
13	5.6	42	5.0	41	5.0	41
14	4.4	40	5.6	42	5.0	41
15	5.0	41	6.1	43	5.6	42
16	7.2	45	7.8	46	7.2	45
17	6.1	43	6.7	44	7.2	45
18	4.4	40	3.9	39	4.4	40
19	3.3	38	3.9	39	3.9	39
20	4.4	40	6.1	43	6.1	43
21	5.0	41	4.4	40	4.4	40
22	4.4	40	5.0	41	4.4	40
23	3.9	39	4.4	40	3.3	38
24	3.3	38	3.9	39	4.4	40
25	4.4	40	5.0	41	4.4	40
26	4.4	40			.	

In the last table the constant soil-temperature is striking when compared to the air-temperature (Table p. 190). One sees e.g. that on the 2nd of November the air-temperature (highest) was 15.6° C. (60° F.) and the soil-temperature 11.7° C. (53° F.); that on the 22nd November the air-temperature (lowest) was — 3.3° C. (26° F.) and the soil-temperature 5° C. (11° F.).

From the above as well as from other experiences it may be deducted that the soil-temperature in September—October may often

reach about 10.1° C. (50° F.). The growers nowadays know that the forcing bulbs must be subjected to a temperature of 9° C. (48°—49° F.) preferably, after planting-time as well as before, in the cool place where they are being kept.

This temperature is in many cases the optimum for the stretching of the cell. We may take it that the bulbs used for the Experiments experienced a temperature like this during meiosis, if they were sunk at a normal depth. It is no doubt clear that the mean air-temperature during meiosis was higher than the mean soil-temperature. In Chapter III p. 134 attention was drawn to the soil-temperature in the bulb-countries.

It is probable now that especially at Scarlet Duc and White Duc Maxima the soil-temperature above stunts the process of meiosis and that hereby duplication and quadruplication demonstrate. The air-temperature will generally be high enough to have a normal meiosis.

c. The soil-temperature for pot-cultures
and outdoor-cultures during meiosis

It may be admitted in general that the bulbs intended for forcing, planted in pots, are sunk deeper than the bulbs of the outdoor-cultures. They do not experience the direct influence of the sun-heat. As long as this heat has a rather great influence still in autumn, the forcing bulbs are often subjected to a lower temperature than the other bulbs.

Concerning the Experiments executed, it may be stated that Exp. V with certainty proved to be an exception to this rule.

The temperature to which the plants of Exp. V were being exposed was higher than at Exp. XIV. The moment of meiosis is earlier for pot-cultures as the flowers have developed further. Notwithstanding this fact the temperature still must be looked upon as just as low as the temperature to which the bulbs of the outdoor-cultures are exposed later. In both cases this low temperature may promote the duplication and quadruplication.

The cause of the occurrence of diploid and tetraploid pollen-grains is not the way of culture itself, as duplication and quadruplication was demonstrated best at pot-cultures in some cases, at outdoor-cultures in other cases and in one case even at non-planted bulbs

(Exp. X). If e.g. one only compares the plants from the same lots, thus Exp. II—XIII; Exp. V—XIV; Exp. XIX—XXIV; Exp. XXIII—XXV; Exp. XXVI—XXIX, it appears that in the first and in the last case at the pot-cultures and in the other cases the most diploid and tetraploid pollen-grains occurred at outdoor-cultures.

One might feel inclined to conclude that *only the temperature during meiosis* turns the scale as to duplication and quadruplication as diploid and tetraploid pollen-grains are observed to develop at pot-cultures as well as at outdoor-cultures.

Still it must be stated again here that the writer attaches enough importance to the question whether the influence of the treatment of the bulbs till planting-time has still further influence than only the changing of the time of meiosis, as to try and find an answer to it.

d. The collective influence of the temperature before and during meiosis

Could the moment of meiosis be accelerated by a particular treatment before planting-time in such a measure that the soil-temperature be too high to cause a stunting of the meiosis? It might be concluded from Exp. XIII. The pollen was "normal" to the utmost. It was characterized by little sterility, great fertility (monoploid pollen-grains) and absolute absence of diploid and tetraploid pollen-grains. *Scarlet Duc XIII* was planted in the ordinary way outdoors. The bulbs have been in a room which was not artificially heated during 3 months from June 1 till August 31, a greenhouse where they have experienced the outdoor-temperature only.

To this fact the cause of the exceptional development of normal pollen might be ascribed. The flowers produced by these bulbs were, as was stated, decidedly worse than those of *Scarlet Duc II* which came from the same lot. This occurrence is very often the result of a continuous keeping at lower temperatures. It is the cause of accelerated development of the flower.

If Exp. XIII may be looked upon as the best example of the result of being exposed to the vicissitudes of the air-temperature *before* planting-time, then Exp. VI, VII and XXII have taught us what these vicissitudes *after* planting-time mean.

As in Exp. XIII, this temperature in Exp. VI, VII and XXII was

more favourable for the non-development than for the development of diploid and tetraploid pollen-grains.

On the other hand in Exp. X the result was exactly the contrary.

It follows from the previous, that amongst the total of conditions, together forming "the treatment of the bulbs", none — or not one yet — definite condition can be indicated which exclusively and directly caused the duplication and quadruplication. And it is doubtful, seeing the small deviation, if this will ever be possible.

What we know is this: that the treatment causes an acceleration or retardation of the development of the flower. This corresponds with the acceleration or retardation of the time of meiosis. The changing of this moment is important too, as the temperature decreases rapidly in September and October. When the moment of meiosis of one flower differs widely from that of another flower, then the temperature at which meiosis must happen can be quite different for one flower than for the other one.

What we suppose is this: by certain treatment chemical or physical changes may happen which can create a sensitiveness, such as to be sure of the origination of diploid and tetraploid pollen-grains at a certain temperature during meiosis.

4. The influence of the genetic constitution

Thus from 11 different *Duc van Thol-varieties*, *Scarlet Duc* and *White Duc Maxima* rather do produce diploid and tetraploid pollen-grains than fail to do so in the circumstances in which they are being grown in Holland in general. That at these latter varieties the conduct as to this may still differ slightly, may be seen from Exp. I (*Scarlet Duc*) and Exp. XVIII (*White Duc Maxima*). To the knowledge of the writer the treatment was exactly the same. Still the results were different.

The differences caused by the *genetic constitution* show best in Exp. XII and XXIX. It clearly appears that the sensitiveness of *Scarlet Duc* is greatest.

A look at the Exp. XXVI, XXVII and XXVIII however teaches us that also for other *Duc van Thol-varieties* than *Scarlet Duc* and *White Duc Maxima*, when applying the Dutch culture-methods, the development of duplication and quadruplication is not excluded.

CHAPTER VII

CROSSING-EXPERIMENTS. DUC VAN THOL MOTHER-PLANT OR FATHER-PLANT

In the following table the crossings are reported executed between different *Duc van Thol-Tulips* mentioned and *Single Early Tulips* (S. E. T.), *Darwin-Tulips* (D.-T.) or *Cottage-Tulips* (C.-T.). Some crossing-experiments concerning *Scarlet Duc* have already been described elsewhere. See 1927*b* and 1928*b*. The number in Roman ciphers behind the name of the *Duc van Thol-varieties*, indicates the number of the Experiment.

One will observe that for the Crosses IX—XVI *Duc van Thol*-pollen was used, characterized by diploid and tetraploid pollen-grains.

Cross 36—XII is the only one which is done outdoors. The bulbs were planted in the ordinary way in the full ground. Before the beginning of flowering-time a case of fine gauze and glass was placed over the plants.

Concerning the crosses, done indoors, in the greenhouse, the following should be remarked. All bulbs have been planted in wooden boxes and sunk outdoors in the ground.

The *Darwin*- and *Cottage-Tulips* are placed in the greenhouse at the end of February, the *Single Early Tulips* some weeks later. In order to have the *Duc van Thol-varieties* flowering at the same time as the other ones they were left outdoors until the end of March.

After the pollination the plants still remained in the greenhouse for two weeks. The temperature in the greenhouse was strongly influenced by the temperature outdoors. The air in the greenhouse was rather dry. The year 1927 was not fortunate for getting seeds.

The whole spring was cold and rough. It rained much. As a result of this many seeds have become victim to *Botrytis parasitica*, "the fire" (Dutch: "het vuur").

It appears that hybridizing in a greenhouse, as mentioned here, is not the best way to get *Tulip*-seeds. The cause of the failure of many crosses is especially due to the fact that the bulbs were planted in wooden boxes. This is not recommendable for many varieties. An exception seems to be, after the experience of the author, a variety like *S. E. T. Prince of Austria* and *Pink Beauty*.

The pistils of the *Darwin-Tulips* were pale and small. They were retarded in forming with the other parts of the flower. At the end of February, 1928, the seeds were sowed.

The 2nd of September 1927 the seeds were inspected and counted.

The numbers which are given in the table mean, as likely as it is possible, to estimate: after all probability good seeds.

In connection with these crossing-experiments, and particularly with the inspection of the seeds the following facts have to be noticed still.

Cross I. The seeds are small, but they make a good impression.

Cross II. Like I. Here, the pollen of a triploid variety has been used, conf. 1925a. Yet the seeds are not bigger than those of Cross I. The size of the seeds is determined in the first place by the variety which produces the ovules, Fig. 9.



Fig. 9. Seeds, originated by the cross *Cochineal Duc XXVII* ♀ × *Single Early Tulip Pink Beauty* ♂.

Cross IV. Also small but good seeds.

Cross V. Bad seeds in comparison with the previous crosses.

In general they are smaller. The mutual differences in size are greater than in the former cases.

Cross VI. These are the finest seeds which have been got till now of *Duc van Thol-varieties*, Fig. 10.



Fig. 10. Seeds, originated by the cross *White Duc Maxima XXI* ♀ × *Single Early Tulip Pink Beauty* ♂.

The fact that they have originated as a result of pollination with a *Single Early Tulip*, even with a triploid variety, shows clearly indeed that the genetic differences between *Duc van Thol-Tulips* (*Tulipa suaveolens*) and *Early Tulips* (*Tulipa Gesneriana*) must not be over-

Num- ber in Exp. Garden	Cross	DUC VAN THOL mother-plant		Place of pollination	Cause of abortion	Num- ber of flowers pollin- ated	Num- ber of capsu- les	Num- ber of seeds	Date of pollination
10	I	Cochennille Duc XXVII ♀	× S. E. T. City of Haarlem ♂	indoors	withering	12	8	275	2.4.'27
9	II	Cochennille Duc XXVII ♀	× S. E. T. Pink Beauty ♂	"	"	6	1	50	2.4.'27
18	III	Cochennille Duc XXVII ♀	× S. E. T. White Beauty ♂	"	Borystis parasitica	6	0	0	4.4.'27
26	IV	Rose Duc XXVII ♀	× D.-T. Princess Mary ♂	"	withering	12	6	100	8.4.'27
4	V	White Duc Maxima XXI ♀	× D.-T. Bartigon ♂	"	"	12	2	75	16.2.'27
15	VI	White Duc Maxima XXI ♀	× S. E. T. Pink Beauty ♂	"	"	12	3	100	4.4.'27
19	VII	White Duc Maxima XXI ♀	× S. E. T. White Beauty ♂	"	"	12	1	20	4.4.'27
16	VIII	Yellow Duc XXVII ♀	× C.-T. Inglescombe Yellow ♂	"	Borystis parasitica	12	0	0	4.4.'27
DUC VAN THOL father-plant									
22	IX	D.-T. Bartigon ♀	× Cochennille Duc XXVII ♂	"	withering	6	5	80	8.4.'27
24	X	D.-T. Professor Rauwenhof ♀	× Cochennille Duc XXVII ♂	"	"	6	6	200	8.4.'27
12	XI	D.-T. William Put ♀	× Cochennille Duc XXVII ♂	"	"	6	2	30	4.4.'27
16	XII	S. E. T. White Beauty ♀	× Scarlet Duc XVII ♂	indoors	"	8	3	300	3.5.'27
8	XIII	S. E. T. Pink Beauty ♀	× White Duc Maxima XXI ♂	indoors	"	12	6	50	2.4.'27
2	XIV	S. E. T. Vermilion Brilliant ♀	× White Duc Maxima XXI ♂	"	"	12	0	0	11.1.'27
3	XV	D.-T. Bartigon ♀	× White Duc Maxima XXI ♂	"	Borystis parasitica	12	0	0	16.2.'27
25	XVI	S. E. T. Non Trésor ♀	× Yellow Duc XXVII ♂	"	"	12	0	0	8.4.'27

rated. The great likeness in genetic constitution is further demonstrated by the fact that according to a grower *White Duc Maxima* should have originated at Noordwijk from seeds of *Single Early Tulip Silver Standard*; father-plant unknown. From the same seeds there should have developed still different *Single Early* (*Jenny*, *Mon Trésor*) and *Double Early Tulips* (*Lady Palmerston*, *La Grandesse*, *Rubra Maxima*).

It may be shown once more from Fig. 9 (Cross II: *Cochenille Duc* ♀ × *S. E. T. Pink Beauty* ♂) and Fig. 10 (Cross VI: *White Duc Maxima* ♀ × *S. E. T. Pink Beauty* ♂) how very much the size of the seeds depends on the question to which *Duc van Thol*-variety the ovules belong.

Also the germs are, as well as the seeds, much bigger in the second case than in the first one.

Cross VII. Bad, empty seeds. The pollen comes from *White Beauty*, a somatic variation of the triploid *Pink Beauty* (Cross VI) and is not to be distinguished from the pollen of this variety. It is in the same great degree sterile. That in this case the pollination had a considerably worse result has to be ascribed to other reasons.

Cross IX. Big, thick, very good seeds.

Cross X. Very big, good seeds. It is evident again in both cases that it is especially the mother-plant which determines the size of the seeds.

Cross XI. A number of good seeds occur.

Cross XII. The seeds have been affected in a high degree by *Botrytis parasitica*. The seeds are rather equal in size and have a brown colour. It has to be proved later whether the 300 seeds are all good or not.

Cross XIII. The seeds from the triploid mother-plant *Pink Beauty* are striking by their largeness and by their differences in size. Many seeds are empty. In general the germs are not distinctly observable. The triploidy must be the cause indeed of either. However the seeds from Cross XI (mother-plant *D.-T. William Pitt*) are yet a great deal bigger than the last mentioned ones. Here once more the great influence of the genetic constitution of the mother-variety on the size of the seeds is proved.

From the facts above, the conclusion is reached that the non-development of good, germinal seeds has to be ascribed to the less fortunate external circumstances and not to the differences in genetic

constitution of the *Duc van Thol-Tulips* and the other *Tulips*. Indeed the karyological examination has taught that they all completely agree in chromosomal complement.

No more it has to be attributed in the first place to the sterility of the ovules and the pollen-grains, though it may be rather great with the triploid *Pink Beauty* and *White Beauty*. It goes without saying that it is important to pollinate with pollen which demonstrates a great fertility.

The strikingly great degree of sterility has often to be ascribed to a too high heating of the developing flower, when the bulbs were in the store-house.

As one or two days longer heating or a little higher temperature amongst others may be of influence on the length of the tepals, so these factors may also influence the proportion of fertile and sterile pollen-grains.

Hence too that in outdoor-cultures the sterility can be as great as in pot-cultures.

Great sterility is not an always returning genetic character for the ten *Single Flowering Ducs* examined. At best it is thus for the only examined *Double Flowering Duc*. Therefore the *Single Flowering Ducs* can be grown in such a way that the pollen is quite or almost fertile. In Exp. VI and XIII (*Scarlet Duc*), Exp. XVIII and XXII partly (*White Duc Maxima*) and Exp. XXIX (*Yellow Duc*) the circumstances have been most fortunate for the development of fertile, monoploid pollen-grains.

It is very evident from Exp. VII (*Scarlet Duc*), Exp. XXVI (*Single Duc*) and Exp. XXIX (different *Ducs*) that a high sterility need not be accompanied by the phenomenon of duplication and quadruplication. The conditions necessary for the abortion of the pollen-grains must differ strongly indeed from the circumstances under which diploid and tetraploid pollen-grains originate, with some varieties at least. Exp. XXIX especially is therefore of eloquent evidence. Here be still indicated Exp. VI (forced), VII (forced) and XIII (non-forced) of *Scarlet Duc*. Duplication and quadruplication have not taken place or scarcely so.

The number of sterile pollen-grains is respectively small, large or moderate.

It did not appear from the Exp. that fertile diploid and tetraploid pollen-grains abort sooner than fertile monoploid pollen-grains. The non-forced pot-cultures — see e.g. Exp. IX and X (*Scarlet Duc*) together with Exp. XXVII (*Yellow Duc*) — are particularly suited for purposes of hybridizing as described in this Chapter. We saw that they may develop many fertile diploid and tetraploid pollen-grains. An advantage that becomes clear again and again, is that the pots can be transported easily. They can be brought to flower at the same time as the outdoor-cultures and as the cultures under “cold glass” (non-heated greenhouse).

CHAPTER VIII

THE SIGNIFICANCE OF THE INTENTIONAL DUPLICATION AND QUADRUPLICATION FOR PRACTICAL AND THEORETICAL PURPOSES

As mentioned already — 1927*b*, 1928*b* — by the fact to develop intentionally diploid and tetraploid pollen-grains the way is paved for getting triploid and pentaploid descendants. That amongst these there will be found such as will surpass the existing diploid varieties in size and solidity may be accepted safely by reason of that which was found already in *Narcissi* and *Hyacinths*. F. VON WETTSTEIN, 1927, p. 346, expresses himself about this as follows: "Ein sehr schönes Beispiel lehrt uns die Untersuchung DE MOLS über den Werdegang der holländischen *Narzissus*- und *Hyanzinthus*-Zucht. Es konnte gezeigt werden, wie allmählich mit dem Herauszüchten immer neuerer, größerer Rassen im Laufe der Zeit die Formen mit polyploiden Chromosomenzahlen immer mehr hervortraten, so daß schließlich jetzt hochchromosomige Rassen die Hauptmasse dieser Blumensorten bilden". (Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich, p. 311—356, Ergebnisse der Biologie).

One may read further that which was said by the author in 1923, 1924, 1925*a* and 1927*b*, and by W. C. F. NEWTON (Chromosome Studies in *Tulipa* and some related Genera, p. 339—354, Journ. of the Linn. Soc., Vol. 47, 1925).

Who might have thought that the *Duc van Thol-Tulips*, neat when compared with the varieties grown nowadays, would take a leading part in the creation of new, *pluriploid races*, as they have it already now in the new *diploid varieties*, put on the market under the name of *Mendel-Tulips* which varieties enjoy the full interest of the growers at present.

The growers have experienced already years ago that it would be of great value for the practice to combine the characters "easily

to be forced" and "bright colours" of the *Duc van Thol-Tulips* with the characters "largeness" and "solidness" of the *Darwin-Tulips* and to obtain in this way a series of new hybrids. For that purpose numerous crosses between *Duc van Thol-Tulips* (as mother-plant) and *Darwin-Tulips* (as father-plant) were executed. These crosses had as a result the origination of the so-called *Mendel-Tulips*.

The surmise is not without reason that earlier already hybrids between *Tulipa suaveolens* and other *Tulipa-species*, amongst others *Tulipa Gesneriana*, have arisen more than once; conf. ASCHERSON and GRAEBNER, p. 210.

That these hybrids could originate easily, only if the *Darwin-Tulips* were forced a little, is evident from the fact that the *Duc van Thol-Tulips* together with the *Darwin-Tulips* belong to the same karyotypus. Conf. 1925a and NEWTON, above mentioned, from which it appears at the same time that the *Early Single* and *Double Tulips* may be reckoned amongst this karyotypus. The advantage of the *Mendel-Tulips* is that they can be used already before medio January as cutting-flower, thus a flower, provided with a long stalk, while formerly forced tulips were only offered for sale in baskets.

After obtaining early flowering cutting-flowers with a long stalk one strived a long time already. Hence the descendants of the *Single Early Tulips Brilliant Star* and *Prince of Austria* amongst which hybrids occur characterized by a long stalk are much in demand. Moreover the colour of the last-mentioned hybrids are not or hardly met with in the *Mendel-Tulips*. Thus the *Mendel-Tulips* offer a welcome supplement, viz the colours of the *Darwin-Tulips*. Above these last ones the *Mendel-Tulips* have the advantage that they need a shorter forcing-period.

Especially descendants from the cross *Cochineal Duc* ♀ × *Darwin-Tulip Pride of Haarlem* ♂ hit the popular fancy. It is suspected that the number of "stayers" will be great, in other words, that many of them will be produced in masses.

Names like *Brightling*, *Charmant*, *Early Giant*, *Grand Primo*, which one gave to *Mendel-Tulips* interpret the wishes of the growers. It has been observed already, p. 127, that during this year even 500 of these varieties were examined as to their forcing-capacities, &c. The following facts give an idea of the "monetary appreciation" of these *Mendel-Tulips*. Some prices are recorded for which the growers sold the

varieties mentioned to others: *Christmas Surprise*, 500 guilders per row (8 plants); *Mrs. E. H. Krelage*, 175 g. a row (one grower has already 10 beds of it); *Pink Favorite*, 2000 g. a row; *Zenith 900* à 1000 g. a row. Some dozen varieties from 150 till 400 g. a row. The variety *Weber* rose from 35 till 70 and up to 100 g. a row within one week.

The circumstance that one has used the *Duc van Thol-Tulips* as mother-plants and the *Darwin-Tulips* as father-plants, because the latter are easier to be forced than the former be "retarded" had as a result that the origin of pluriplloid descendants amongst the *Mendel-Tulips* will be very rare, if not entirely excluded. For the development of diploid and tetraploid pollen-grains happens not nearly as regularly in *Darwin-Tulips* as in *Duc van Thol-Tulips* and is caused more difficultly. So far as the author had the opportunity to examine the *Mendel-Tulips*, he found them all diploid. It is possible however that amongst them there may be already some Pluriplloids which have originated *accidentally* as this is the case with the so-called *Triumph-Tulips*. These are hybrids between *Early Tulips* and *Late Tulips* chiefly *Darwin-Tulips*). With the *Mendel-Tulips* as well as with the *Triumph-Tulips* pollination may have happened unintentionally with adiploid or a tetraploid pollen-grain of a *Darwin-Tulip*.

The desire for big, strong forms, easily to be grown and to be forced, with vivid colours establishes the expectation that the future will be to the heteroploid Tulips as it is at the present the time of the heteroploid Hyacinths and the heteroploid Narcissi. Therefore it appears to the author that the phenomenon of duplication and quadruplication may be of great influence upon the amelioration of the *Tulips*. For the possibility exists that Triploids — and perhaps Pentaploids — will be formed between *Darwin-Tulips* (mother) and *Duc van Thol-Tulips* (father).

It will be evident later that in *Darwin-Tulips* also diploid and tetraploid pollen-grains can be produced. Therefore not only the *Duc van Thol-Tulips* but also the *Darwin-Tulips* can be used as father-plants. That the production at will of Polyploids may be supposed to be possible, is obvious from the fact that once in a while varieties have originated *accidentally* with a number of chromosomes higher than the diploid number.

On may think of *Single Early Flowering Tulip Pink Beauty*,

Breeder-Tulip Goliath (Cardinal Manning), conf. 1925a, and of the Triploids of NEWTON. Further this appeared to be the case with some *Triumph-Tulips*.

Amongst the *Triumph-Tulips*, forms occur of enormous largeness and strongness. It has already been proved that these varieties took the market by storm as it were. In New York City the author himself witnessed the enthusiasm and the admiration of the American amateurs in respect of this giant race. In relation to this, one may think of the enormous flourishing of the culture of flowering-bulbs after the war. In the last 5 years the export advanced from 22 millions of kilogrammes to 40 millions of kilogrammes. One should not overlook the profit that one may have of such pluriploid descendants, also in the case that they themselves should not definitely possess a trading-value. *Then they may still be used as "links", viz as furnishers of more-chromosomal sexual nuclei.*

At the same time the advantage is even very obvious of the ability of vegetative propagation of these plants. With the facts noticed in 1925 and those here, we have advanced again a step on the way to that which the author himself, amongst others, intended: *the introducing and the promoting of the method of amelioration, where crossing is done with intentionally multiplied sexual nuclei; especially so with plants which can be propagated vegetatively.* The future will be for a and great deal at the triploid — and perhaps — pentaploid *Garden-Tulip* its hybrids with diploid varieties.

In due time still problems of more theoretical interest will be brought nearer to their solving. This has been pointed out already before, conf. 1923 and 1925a.

So in the first place the question if also *female* diploid and tetraploid sexual nuclei can be produced at will.

Further the problem of the dominance. When by fusion of a monoploid, diploid and tetraploid generative nucleus of *Duc van Thol* with a monoploid egg-nucleus of a *Darwin-Tulip*, respectively a diploid, triploid and pentaploid descendant has originated, will it then be obvious that in the second case characters of *Duc van Thol* dominate more intensively than in the first case and most intensively in the third case? And will the reverse happen if the monoploid egg-nuclei come from *Duc van Thol* and the monoploid, diploid and tetraploid

generative nuclei from *Darwin-Tulips*? If so, then, by crossing of these descendants mutually or with other varieties various valued characters would perhaps be combined and would demonstrate themselves in a still larger measure.

An examination of the fertility and the sterility of such varieties might be very interesting in relation to the facts revealed at pluriploid *Tulips* already now. At the same time the question arises to which quantity the number of chromosomes may be augmented and what size the varieties may obtain by this.

This is a question which is intimately related to the problem of the nucleo-plasmic ratio.

At the studying of both questions the phenomenon of luxuriation as a result of hybridizing may not be left out.

Further it is not imaginary that the descendants with a large number of chromosomes will be a favourable object for the further study of teratological phenomena and of somatic variation; for that of the reduction-division and of the nucleolus.

Repeatedly it happened that also the discovery of pentaploid varieties followed the showing of the existence of triploid forms, next to the ordinary diploid species in certain genera of plants. One should remember the facts reported in the researches of M. NAVASHIN on *Crepis capillaris*; the pentaploid forms in the *Caninae*-section of *Rosa* (G. TÄCKHOLM).

This originating of *Pentaploids* beside *Triploids* raises very strongly a surmise that in such cases the cause of the Genom-augmentation has to be described to the development of tetraploid pollen-grains as well as diploid pollen-grains.

The originating accidentally in nature of such forms inspires the expectation as regards the intentional producing of them in cultures. The tetraploid microsporocytes observed by RANDOLPH and MCCLINTOCK in *Zea Mays* (1926, Am. Naturalist) undergo meiosis at the same time as the normal diploid ones. Here we meet with something, differing from the *Duc van Thol-Tulips*.

By this time the moment of full-growth of numerous new hybrids is awaited, in order to work out the problems mentioned.

CHAPTER IX

SUMMARY IN GERMAN

(Zusammenfassung)

Das Entstehen von diploiden und tetraploiden Pollenkörnern bei *Duc van Thol-Tulpen* (*Tulipa suaveolens*) abhängig von den angewendeten Kultur-Methoden.

I. EINLEITUNG. DER VERLAUF DER UNTERSUCHUNGEN

Bei der *Hyacinthe* haben die Untersuchungen nach Duplikation und Quadruplikation von Pollenkörnern im Jahre 1919 angefangen. Bei der *Tulpe* haben sie im Jahre 1921 begonnen. Hieraus hat sich ergeben dass die *Duc van Thol-Tulpen* sehr gute Versuchs-Objekte bilden.

II. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN IN BEZUG AUF DUC VAN THOL-TULPEN

1. Kennzeichen.

Sie blühen frühzeitig und sind leicht zu treiben.

2. Die wahrscheinliche Herkunft des Namens Duc van Thol.

Dieser entstammt vermutlich dem Namen einer Züchterfamilie, ehemals in Haarlem wohnhaft.

3. Kurze Beschreibung der Duc van Thol-Varietäten.

In der Untersuchung sind 10 einfachblühende Varietäten und 1 doppelblühende Varietät bezogen worden; von 2 der einfachblühenden Varietäten sind ausserdem 2 Knospenvariationen untersucht worden.

III. DIE BEHANDLUNGSWEISEN VON DUC VAN THOL, SCARLET UND DER DADURCH VERURSACHTE HABITUS DES POLLENS

Diese Varietät wurde am eingehendsten untersucht. Man hat sie auch in den verschiedensten Weisen gezüchtet. Davon zeugen 17 verschiedene Exp.: I—VIII, getriebene Topf-Kulturen, mit Kon-

klusionen auf S. 144; IX—X nicht-getriebene Topf-Kulturen, mit Konklusionen auf S. 148 und Tabelle auf S. 149; XI—XVII, Aussen-Kulturen, mit Konklusionen auf S. 157—159 und Tabelle auf S. 160.

In allen Kategorien können diploide und tetraploide Pollenkörner (24, resp. 48 Chromosomen in den Kernen statt 12, der monoploiden Zahl) *wohl* oder *nicht* entstehen. Dies beweist dass sie von äusseren Umständen herbeigeführt werden.

Die duplizierten und quadruplizierten Pollenkörner liegen oft regelmässig zwischen den monoploiden Pollenkörnern verbreitet, in einigen Fällen aber an einer Stelle in einer Anthere vereinigt, woraus hervorgeht, dass ihr Entstehen von kleinen Abweichungen in äusseren Umständen abhängig sein soll. Ihre Anwesenheit geht oft mit anderen Abweichungen zusammen, wie z.B. ein grosses Mass von Sterilität, das auffallend lang und schmal sein der Tepalen und Antheren, u.s.w.

Bei 2 Somatischen Variationen von *Scarlet Duc* war das Verhalten in Bezug auf die Duplikation und Quadruplikation ganz gleich wie bei der Mutter-Varietät.

IV. DIE BEHANDLUNGSWEISEN VAN DUC VAN THOL, WHITE MAXIMA

Exp. XVIII—XXIII beziehen sich auf getriebene Topf-Kulturen, Konklusionen auf S. 166; Exp. XXIV und XXV auf Aussen-Kulturen, Konklusionen auf S. 168 und Tabelle auf S. 171.

Die Konklusionen bezüglich dieser Varietät stimmen fast ganz überein mit denen in Bezug auf *Scarlet Duc*. Möglich reagiert *White Duc Maxima* in den gegebenen Umständen nicht so rasch wie *Scarlet Duc*.

Die 2 Knospenvariationen von *White Duc Maxima* unterscheiden sich nicht von der Muttervarietät.

V. DIE BEHANDLUNGSWEISEN DER ÜBRIGEN DUC VAN THOL-VARIETÄTEN

Exp. XXVI bezieht sich auf eine getriebene Topf-Kultur; Exp. XXVII auf eine nicht getriebene Topf-Kultur; Exp. XXVIII und XXIX auf Aussen-Kulturen, Konklusionen auf S. 177 und Tabelle auf S. 178.

Die Versuche zeigen, daß die bezüglichen Varietäten in den gegebenen Umständen bezüglich der Entwicklung von diploiden und tetraploiden Pollenkörnern nicht so schnell reagieren wie *Scarlet Duc* und *White Duc Maxima*.

VI. NÄHERE FESTSTELLUNG DER URSACHE VON DUPLIKATION UND QUADRUPLIKATION

1. Herzählung der Motive zu den ausgeführten Versuchen.
2. Behandlungsweisen der Zwiebeln und deren Motivierung. Die Temperatur von dem Zeitpunkt der Meiosis und deren Einfluß.
 - a. Die Entwicklung der untersuchten Pflanzen.
 - b. Zeit des Ausgrabens. Reif oder nicht reif ausgegraben.
 - c. Das Schälen.
 - d. Trocknen und eventuell Nachreifen in der Scheune.
 - e. Zeit der Pflanzung. Das (eventuell) Stellen ins Treibhaus. Blütezeit.
3. Die Temperatur des holländischen Bodens während der Meiosis und deren Einfluss besprochen.
 - a. Einige markante Versuche.
 - b. Luft- und Bodentemperatur im Herbst.
 - c. Die Bodentemperatur von Topf-Kulturen und Aussen-Kulturen während der Meiosis.
 - d. Der sämtliche Einfluss vor der Meiosis und während derselben.

Hieraus wird die Folgerung gezogen, dass durch die Temperatur vor der Meiosis eine gewisse „Empfindlichkeit“ geschaffen wird, die zur Folge hat, dass dadurch bei einer gewissen Temperatur während der Meiosis Duplikation und Quadruplikation auftritt.

4. Hinweisung auf den Einfluss der erblichen Konstitution, die so deutlich bei einer Vergleichung zwischen den Versuchen bezüglich *Scarlet Duc* und *White Duc Maxima* und der übrigen *Duc van Thol-Varietäten* zu Tage tritt.

VII. KREUZUNGS-VERSUCHE. DUC VAN THOL MUTTERPFLANZE ODER VATERPFLANZE

Kreuzungen zwischen *Duc van Thol-Tulpen* (*Tulipa suaveolens*) und *Early Flowering* und *Late Flowering Tulpen* (ganz oder meistens *Tulipa Gesneriana*) gelingen sehr gut, was zu erwarten ist, da die Chromosomen-Garnitur völlig übereinstimmt. Sogar entstanden gute Samen, als eine *Duc van Thol-Varietät* mit einer triploiden *Early Flowering Varietät* gekreuzt wurde.

Mehrmals wurde das Pollen benutzt das durch diploide und tetraploide Pollenkörner charakterisiert war.

Die Ursache des Fehlschlagens von Kreuzungen soll an erster Stelle in ungünstigen äusseren Umständen gesucht werden, wie das Pflanzen der Zwiebeln in Töpfe oder Kistchen statt in den Boden und in dem Zugrundegehen der Frucht durch Angreifung von *Botrytis parasitica*.

VIII. DIE BEDEUTUNG DER ABSICHTLICHEN DUPLIKATION UND QUADRUPLIKATION ZU PRAKTISCHEN UND THEORETISCHEN ZWECKEN

Die Aussicht ist gross, daß durch die verrichteten Kreuzungen triploide und vielleicht pentaploide Nachkommen entstanden sind. Es werden sich unter diesen welche befinden, die diploide an Grösse und Tüchtigkeit übertreffen und Geschlechtszellen liefern können, die für die Entstehung von grösseren und stärkeren Varietäten zu benutzen sind.

Die Merkmale „leicht zu treiben“ (*Duc van Thol-Tulpen*) und „langgestielt“ (*Darwin-Tulpen*) deren Kombinationsmöglichkeit sich gezeigt hat, sodass begehrte Handelsvarietäten entstanden sind (*Mendel-Tulpen*), werden sich in triploiden und pentaploiden Nachkommen vielleicht auf noch beliebtere Weise offenbaren, da diese Merkmale jetzt 2 oder 4 Male in dem neuen Bastard anwesend sein können.

Man kann diese geformten Bastarde wahrscheinlich mit Erfolg anwenden beim weiteren Studium der Fertilität und Sterilität, der Kern-Plasma-Relation und der Nukleolen; der Bedeutung der Chyasmatype; der Fragen, ob durch äussere Umstände auch die weiblichen Geschlechtskerne zur Verdopplung und Vervielfachung gebracht werden können und bis zu welcher Höhe die Zahl der Chromosomen zu steigern ist; der Problemen wie die der Dominanz, Luxuriation und Zertation; der teratologischen Erscheinungen und der somatischen Variation.

REFERENCES TO PREVIOUS PAPERS CONCERNING DUPLICATION AND QUADRUPLICATION OF SEXUAL NUCLEI IN HYACINTHUS, BELLEVALIA, ENDYMION, MUSCARI, CONVALLARIA, TULIPA AND NARCISSUS.

1921. Over den invloed van kulturomstandigheden op habitus en partieele steriliteit der pollenkorrels van *Hyacinthus orientalis*. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. te Amsterdam, Dl. 29, p. 1125—1139. (English: On the influence of circumstances of culture on the habitus and partial sterility of the pollen-grains of *Hyacinthus orientalis*. Proceedings, Vol. 23, p. 1289—1302).
1923. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. *Genetica*, Dl. 5, p. 225—272.
1924. Het celkundig onderzoek als grondslag voor nieuwe veredelingsmethoden, in het bijzonder bij de Hollandsche bloembolgewassen. Nederlandsche Genetische Vereeniging. Bericht aan de leden, No. 14.
- 1925a. Het celkundig-erfelijk onderzoek in dienst gesteld van de veredeling der *Hyacinthen*, *Narcissen* en *Tulpen*. (Summary in English). *Genetica*, Dl. 7, p. 111—118.
- 1925b. Heteroploidy and somatic variation in Dutch flower bulbs. The Anatomical Record, published monthly by the Wistar Institute of Anatomy and Biology, Philadelphia, Vol. 31. p. 348—349.
- 1926a. Heteroploidy and somatic variation in the Dutch flowering bulbs. The American Naturalist, Vol. 60, p. 334—339.
- 1926b. The nucleolar globules regarded as bearers of stimulating or finishing materials of the genes. *Genetica*, Dl. 8, p. 537—542.
- 1926c. Short note concerning the duplication of the nuclei of the pollen-grains in *Duc van Thol*, *Scarlet*. Weekblad voor Bloembollencultuur, Jg. 37, No. 49, December 17, p. 269.

- 1927a. Short note concerning the duplication and the quadruplication of the nuclei of the pollen-grains in *Tulips*. Weekblad voor Bloembollencultuur, Jg. 37, No. 49, December 17, p. 269.
- 1927b. Duplication and quadruplication of the generative nuclei of *Tulips*. Genetica, Dl. 9, p. 116. (Dutch: Duplicatie en quadruplicatie van de geslachtskernen der *Tulpen*. Onze Tuinen, Jg. 22, No. 13, April 1, p. 201).
- 1927c. On chromosomal constrictions, satellites and nucleoli in *Hyacinthus orientalis*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 15, p. 93—116.
- 1927d. Somatic segregation together with alteration of the chromosomal complement and of the nucleolar composition. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 45, p. 160—183.
- 1927e. Cytologische en genetische resultaten, bereikt door het experiment betreffende de verdubbeling van geslachtskernen bij *Hyacinthen* en *Tulpen*. Handelingen van het Een en twintigste Ned. Natuur- en Geneesk. Congres, p. 138—140.
- 1927f. Nucleolar number and size in diploid, triploid and aneuploid *Hyacinths*. La Cellule, T. 38, p. 5—65.
- 1927g. Samenvatting der cytologische en genetische resultaten, bereikt met het experiment betreffende de verdubbelings- en verviervoudigingsmogelijkheid der geslachtskernen bij *Hyacinthen* en *Tulpen* (1919—1927). Landbouwkundig Tijdschrift, Jg. 39, No. 471, December, p. 463—465.
- 1928a. Change of the number of chromosomes and its cause. In the press.
- 1928b. Producing at will of fertile diploid and tetraploid gametes in *Duc van Thol*, *Scarlet* (*Tulipa suaveolens* Roth). In the press.
- 1928c. 1) Transformatie van bloemorganen bij *Tulpen*, *Hyacinthen* en *Narcissen*.
2) Tri-nucleolaire en tetra-nucleolaire, diploïde nakomelingen uit di-nucleolaire, diploïde Hollandsche *Hyacinthen*-variëteiten als ouders. Natuurwetenschappelijk Tijdschrift, Tolk van Afd. I en III van het Vlaamsch Natuur- en Geneesk. Congres, Jg. 10, No. 3, p. 65.
- 1928d. Short note concerning the duplication of the nuclei of the pollen-grains in *Narcissus poeticus*. Weekblad voor Bloembollencultuur, Jg. 38, No. 89, May 4, p. 970.

RASSENKREUZUNGEN AUS ALLGEMEIN BIOLOGISCHEM GESICHTSPUNKT ¹⁾

Von H. NILSSON—EHLE,
Svalöf, Schweden

Die Vererbungsforschung der letzten 25 Jahre hat gezeigt, dass die Vererbungsgesetze bei Pflanzen, Tieren und dem Menschen die gleichen sind. Für meinen eigenen Teil werde ich hier gar nicht die Rassenkreuzungen beim Menschen behandeln. Meine Aufgabe wird sein, die Frage zu erörtern, ob man aus den mit Pflanzen gemachten reichen Erfahrungen über Rassenkreuzungen einige allgemein wichtige Schlüsse mit Hinsicht auf Rassenkreuzungen beim Menschen ziehen kann. Bei Pflanzen kann man verhältnismässig leicht mit sehr grossen Individuenzahlen arbeiten, und man hat im Laufe der Jahre ein grosses über viele Generationen sich erstreckendes Tatsachenmaterial über Resultate von Rassenkreuzungen sammeln können. Eine kurze allgemeine Übersicht über diese Erfahrungen dürfte daher nicht ohne Bedeutung sein für die Beurteilung der in allgemein menschlicher Hinsicht so wichtigen Frage der Rassenkreuzungen beim Menschen.

Der empirische Naturforscher häuft aber nicht nur Erfahrung sondern stellt auch Fragen. Er fragt sich vor allem: welcher ist der eigentliche Sinn der Rassenkreuzung in der Natur, der Sinn der Kreuzung und der geschlechtlichen Fortpflanzung überhaupt? Ich glaube wir können diese ausserordentlich wichtige Frage jetzt etwas besser beantworten als vor 25 Jahren. Nach alledem, was wir jetzt wissen, scheinen neue, wertvolle Erbanlagen im Mendelschen Sinne nur äusserst selten zu entstehen. Mutationen als solche sind zwar nicht so selten, aber die meisten, die man z. B. bei Kulturpflanzen findet, sind bekanntlich weder neu noch wertvoll. Bei dem absichtlichen Verbessern der Kulturpflanzen in der Pflanzenzüchtung haben

1) Vortrag gehalten in der Konferenz der „*International Federation of Eugenic Organisations*“ zu Amsterdam am 21. Sept. 1927.

deshalb die Mutationen bisher keine oder nur eine sehr geringe Rolle gespielt. Die drei jetzigen leitenden Momente in der Pflanzenzüchtung sind dagegen Selektion schon existierender Genotypen (= Kombinationen), gewöhnliche Kombinationszüchtung, d. h. Versuche zur Vereinigung verschiedener, vorher getrennter wertvoller Eigenschaften, und Transgressionszüchtung, d. h. Steigerung durch Neukombination verschiedener Erbanlagen, die auf dieselbe Eigenschaft einwirken. Es muss aber meiner Ansicht nach als wahrscheinlich angesehen werden, dass neue wertvolle Erbanlagen, wenn auch nur in sehr seltenen Fällen, durch Mutation entstehen. Jedenfalls sind wertvolle Erbanlagen in den jetzt existierenden Rassen in sehr verschiedener Weise verteilt und zerstreut. Die Folge davon ist, dass geschlechtliche Fortpflanzung, Kreuzung, ein ausserordentlich wertvolles Mittel wird, um vorher getrennte, bzw. in seltenen Fällen neuentstehende wertvolle Erbanlagen zu sammeln. Die eigentliche, endgültige Neubildung in der Natur wird sogar, wie es scheint, manchmal durch dieses Sammeln der Erbanlagen weit mehr gefördert, als durch das Entstehen der Erbanlagen selber, was besonders LOTSY näher ausgeführt hat. Ich teile deshalb die Ansicht derjenigen Vererbungsforscher, die meinen, dass der eigentliche Sinn der geschlechtlichen Fortpflanzung in der Natur derjenige ist, die weitgehende Möglichkeit zur Neubildung durch Neukombination von Erbanlagen zu verwirklichen.

Ob Kreuzung auch in anderen Hinsichten Vorteile gibt, ist vorläufig kaum bekannt. Der Gedanke an eine physiologische Stimulanswirkung durch s. g. Heterosis ist jedenfalls sicherlich nicht mehr aufrecht zu halten. Das bekannte Luxurieren vieler Bastarde dürfte nämlich auch durch das Zusammentreffen bestimmter einander verstärkender Erbanlagen zustandekommen, was u. a. erklärt, dass dies Luxurieren von Bastarden nur einen Spezialfall darstellt, der durchaus nicht immer vorkommt.

Also, die Bildung wertvoller Neukombinationen gegebener bzw. neuentstehender Erbanlagen dürfte jedenfalls der Hauptzweck der Kreuzung, der geschlechtlichen Fortpflanzung, in der Natur sein.

Bei jeder solcher Neubildung durch Kombination ist nun aber eine wichtige Tatsache zu berücksichtigen, die einen Kernpunkt der uns hier interessierenden Frage darstellt: die Natur kann nicht in einer spaltenden Kreuzungsnachkommenschaft gute Erbanlagen häufen, ohne dass gleichzeitig notwendigerweise in einem anderen Teil der

Nachkommenschaft die entsprechenden schlechten Anlagen gesammelt werden. Das Entstehen guter positiver Kombinationen wird stets vom Entstehen entsprechender, schlechter Kombinationen begleitet. Um das Gute zu verwirklichen, muss die Natur — infolge der tatsächlich vorfindlichen spezifischen Beschaffenheit des mendelschen Kombinationsmechanismus — leider, kann man sagen, unbedingt auch das Schlechte schaffen. Das ist eine selbstverständliche Folge des mendelschen Kombinationsprinzips, die aber ausserhalb des Kreises der Vererbungsforscher offenbar noch nicht immer genügend berücksichtigt wurde. Sonst würde man z. B. nicht die Frage aufstellen, ob Rassenkreuzung an sich schädlich sei. Diese Fragestellung ist an sich prinzipiell fehlerhaft, wenigstens bis zu einem gewissen Grade. Prinzipiell ist Rassenkreuzung nicht nützlich *oder* schädlich, sondern nützlich *und* schädlich.

Am allerwenigsten kann ein Pflanzenzüchter, der die Aufgabe hat, durch Rassenkreuzung verschiedene gute Eigenschaften zu sammeln, die Tragweite dieser prinzipiell wichtigen Frage übersehen. Nehmen wir z. B. einen Fall von der praktischen Weizenzüchtung (Fig. 1).

Fig. 1. *Kombinationsschema für die neue Kreuzungssorte Thuleweizen II.*

	Elternsorte I <i>Pudelweizen</i>	Ausgelesene neue Kreuzungssorte <i>Thuleweizen II</i>	Elternsorte II <i>Schwed Land- weizen</i>
Ertragfähigkeit	+	+	—
Kornqualität	—	(+)	+
Winterfestigkeit . . .	—	(+)	+
(= Kälteresistenz). .			
Frühreife	—	+	+
Halmfestigkeit	+	+	—
Resistenz gegen Gelbrost	+	+	—

Von den beiden Elternsorten ist die eine besser in drei Eigenschaften, die andere besser in drei anderen Eigenschaften. Durch vieljährige, fortgesetzte Auslesearbeit in der Kreuzungsnachkommenschaft wurde allmählich eine neue Sorte, eine Pluskombination, gezüchtet, welche die guten Eigenschaften der Eltern in erheblichem Masse vereinigt. Was aber Fig. 1 nicht zeigt, sind die in der Kreuzungsnachkommenschaft entstandenen entsprechenden schlechten Minuskombinationen, die in entsprechendem Masse schlechter als beide Elternsorten sind, wie die Pluskombinationen besser sind.

Diese Minuskombinationen werden durch scharfe positive Selektion beseitigt. Wenn überhaupt keine Selektion stattfände, könnte man sich vorstellen, dass die Kreuzungspopulation etwa den gleichen *durchschnittlichen* Wert wie die Eltern bekäme und behielte; nur ist sie „variabler“, d. h. die Differenzen zwischen den gebildeten Genotypen werden grösser, eben weil die Kreuzung und die daraus folgende mendelsche Kombination ein Mittel ist und sein muss, die in der Natur vorhandenen erblichen Differenzen zu vergrössern und zu verschärfen. Wenn schliesslich negative Selektion, s. g. Kontraselektion, statt positiver Selektion eingeführt wurde, wäre es natürlich leicht, eine Population zu züchten, die schlechter als beide Elternrassen wäre.

Rassenbiologen und Historiker machen auf gute Gründe gestützt, geltend, dass Kontraselektion (durch zu geringe Nativität in den besseren, führenden Volksschichten) der Hauptgrund des Verfalles der grossen antiken Kulturen Griechenlands und Roms gewesen wäre. Andere geben gute Belege für eine weitgehende Rassenmischung als eine Ursache der Degeneration. Vor allem muss man aber den überaus verhängnisvollen Einfluss von Rassenmischung und Kontraselektion, wenn sie gleichzeitig mit im Spiele sind, gebührend berücksichtigen. Wenn Kontraselektion infolge verschiedener Nativität schon in gewöhnlichen Populationen stark degenerierend wirken kann, muss sie in stark rassengemischten Bevölkerungen, als eine Auslese von Minuskombinationen, ein besonders raffiniertes Mittel zur Degeneration werden, ebenso wie andererseits positive Selektion in Rassenmischungen ein Mittel zur Erhebung über die Elternrassen sein kann. Wenn also die Historiker mit Hinsicht auf das Vorhandensein von sowohl Rassenmischung als Kontraselektion bei den antiken Kulturvölkern tatsächlich Recht haben, hat der mit dem Kombinationsspiel vertraute Vererbungsforscher und Züchter allen Grund anzunehmen, dass in solchem Falle der Rückgang infolge Kontraselektion besonders stark sein muss, weil Kontraselektion in Rassenkreuzungen unter die Grenzen der ursprünglichen Rassen führen kann, m. a. w. weiter herab als Kontraselektion innerhalb der ursprünglichen Rassen selber.

Ein Paar weitere Beispiele mögen das Entstehen positiver und negativer Kombinationen aus Rassenkreuzungen beleuchten. Eine Haferasse (Ab) hat als konstantes, erbliches Merkmal lange Behaarung (Fig. 2), eine andere Rasse (aB) kurze Behaarung. Weil in die-

sem Falle jeder Behaarungstypus selbstständig ist und mit dem Fehlen des betreffenden Behaarungstypus ein Merkmalpaar bildet, müssen aus der Kreuzungsspaltung neben der Elternkombinationen positive Neukombinationen (AB) entstehen, die gleichzeitig beide Behaarungstypen besitzen und negative (ab), bei denen beide Behaarungstypen fehlen. Auf diese Weise können biologische Anpassungstypen entstehen, die besser als die Elternrassen sind, ebenso wie umgekehrt auch Typen entstehen müssen, die schlechter als die Eltern sind.

In gleicher Weise ergibt Kreuzung einer schwarzspeligigen Rasse mit einer gelbspeligigen ausser den Elterntypen positive Neukombinationen, die beide Farben besitzen, und negative, die beide Farben entbehren und deshalb weisspelzig werden.

Für die hier zu erörternde Frage besonders wichtig ist nun aber, dass auch für *dieselbe äussere Eigenschaft* verschiedene Erbanlagen vorhanden sein können. Diese Tatsache ist ja an sich schon lange, schon vor mehr als zwanzig Jahren, bekannt gewesen. Was ich aber heute besonders betonen will, ist die *Häufigkeit* dieser Erscheinung, die die verschiedensten Eigenschaften betrifft. Einige Beispiele von verschiedenen Eigenschaften, die vor allem die prinzipielle Seite der Sache beleuchten, seien angeführt. Zwei gleich aussehende konstant rotkörnige Weizensorten (Ab rot und aB rot) ergeben in ihrer Kreuzungsnachkommenschaft ausser den Elternkombinationen Ab und aB als Neukombinationen teils den scharf abweichenden negativen, weisskörnigen Typus (ab), teils den entsprechenden positiven (AB), der etwas stärker dunkler rot als die Elternrassen ist. In anderen Fällen sind *mehrere* Erbanlagen für die betreffende Eigenschaft mit im Spiele.

Auf dieser prinzipiellen Erkenntnis baut sich die planmässige, jetzt sehr umfassende *Transgressionszüchtung* bei den Kulturpflanzen auf. Zwei Gerstenvarietäten mit etwa der gleichen Fröheife, können in der Kreuzungsnachkommenschaft Formen ausspalten, die entschieden frühereife als die beiden konstanten Elternrassen sind, und andererseits Formen, die entschieden späthereife sind. Ebenso verhält sich die Kälteresistenz (beim Winterweizen), erbliche Resistenz gegen Krankheiten u. s. w.

Es hat sich erwiesen, dass es durch Kreuzung und lange andauernde, scharfe, positive Selektion in der Kreuzungsnachkommenschaft möglich ist, Getreidesorten zu züchten, die ertragreicher sind als die beiden (etwa gleich ertragreichen) Elternrassen in anderen Fällen

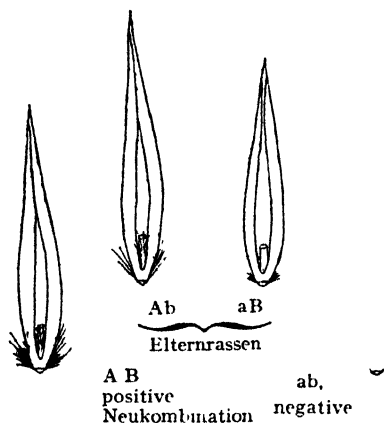


Fig. 2. Entstehung von positiven und negativen Kombinationen aus einer Rassenkreuzung.

neue Sorten, die mehr halmfest sind, d. h. weniger lagern als beide Eltern. Andererseits erfordert diese Transgressionszüchtung die grösste Aufmerksamkeit, in bezug darauf, dass die ausgelesenen guten Transgressionen (z. B. von Ertragsfähigkeit) nicht in einer ganz anderen Eigenschaft eine schlechte, negative Transgression darstellen. Infolge der vielen, unabhängigen Erbanlagen ist jede Kreuzung an und für sich ein Auflösungs-

moment; es hängt ganz und gar von der positiven oder negativen Selektion ab (welch' letztere oft unbewusst ausgeübt wird), was für ein Resultat sich zuletzt herausstellen wird. Jede komplizierte Kombinationsreihe ist für die Naturzüchtung ein dankbares Feld.

Sehr häufig kommt Transgressionsspaltung bei allerlei Grösseneigenschaften (Höhe der Pflanze, Länge der Ähreninternodien, Grösse der Körner u. s. w.) vor. Das Zusammenführen verschiedener Erbanlagen kann dann unter Umständen schon bei den primären Bastarden zur Verstärkung führen (Luxurieren der Bastarde).

Prinzipiell führt die Transgressionsspaltung als eine typische Kombinationserscheinung nach beiden Seiten hin. Äusserlich können aber die Transgressionen, infolge der spezifischen Wirkung der Erbanlagen auf einander, oft mehr oder weniger einseitig sein. Diese Einseitigkeit kann in manchen Fällen nach der „positiven“ Seite gehen. Schon die ersten bekannten Fälle von einander verstärkender Erbanlagen gehören hierher; die Erbsenkreuzung *rosa* × *weiss* (Blütenfarbe) ergibt rot, und auch die F_2 — Bastardpopulation (9 rot: 3 *rosa*: 4 *weiss*) hat durchschnittlich eine stärkere Farbe als die Eltern. In derselben Weise ist es wohl denkbar, dass ein Bastardvolk eine grössere durchschnittliche Höhe als beide Elternrassen erhalten und behalten kann.

Besonders häufig sind aber Fälle äusserlich einseitiger Transgressionen nach der negativen, schlechten Seite hin. Beim oben erwähnten Falle der roten Kornfarbe beim Weizen ist die Transgression nach

weiss hin äusserlich viel grösser als nach dem stärkeren rot. Noch viel grösser ist die einseitig schlechte Transgression bei normal grünen Haferassen, die verschiedene polymere Chlorophyllfaktoren besitzen und demnach nach Kreuzung mit einander einen gewissen Prozentsatz chlorophyllarmer, nicht lebensfähiger, Pflanzen ausspalten (ÅKERMAN). Die entgegengesetzte Transgression nach der grünen Seite hin ist äusserlich nicht erkenntlich. Ähnliche Fälle sind bei mehreren anderen Pflanzenarten konstatiert worden.

Besonders auffällig ist die einseitige Transgression nach Kreuzung zweier Sommerweizensorten mit je einer Anlage für Einjährigkeit (Fig. 3). Einjährigkeit (Sommerweizen) dominiert über Zweijährigkeit (Winterweizen). Es gibt aber verschiedene gleichsinnige Erbanlagen für Einjährigkeit, und der Fall kann deshalb vorkommen, dass eine Kreuzung einer konstanten, echten Sommerweizensorte (Ab) mit einem anderen ebenso echten Sommerweizen (aB) zwar in F_1 , einen ebenso typischen Sommerweizen, aber in F_2 neben typischen Sommerweizen ganz abweichende Winterweizen (ab), die im ersten Jahre nicht schießen, ergibt. Die entgegengesetzte Transgression AB ist ein echter einjähriger Sommerweizen ebensowie Ab und aB, aber weil diese schon vollkommen einjährig sind, tritt mit Hinsicht auf Einjährigkeit-Zweijährigkeit äusserlich nur die Transgression gegen Zweijährigkeit hervor.

In gleicher Weise können zwei Krankheitsimmune Rassen selbstverständlich nur einseitig schlechte, empfängliche Transgressionen ergeben; eine Rasse kann eben nicht mehr als immun sein, wohl aber umgekehrt. Bastardnachkommenschaften sind auch manchmal für Phytopathologen ein dankbares Feld wo manche vorläufig noch nicht genauer studierte Pflanzenkrankheiten auftreten (z. B. bei Sommerweizenkreuzungen).

In anderen Fällen neigen die Transgressionen nach Kreuzung verhältnismässig resistenter Varietäten (Gelbrost beim Weizen) jedenfalls auffälliger zu grösserer Empfänglichkeit als zu erhöhter Resistenz, was unter demselben Gesichtspunkt nicht gerade sonderbar erscheint.

Kreuzung zweier vollfertiler Rassen kann zur Bildung mehr oder weniger steriler Transgressionen führen, wogegen mehr als voller Besatz (mehr als volle Fertilität) nicht möglich ist. Sind dagegen die gekreuzten Formen schon an sich nur halbfertil, so können natürlich Transgressionen gegen volle Fertilität (LIDFORSS, *Rubus*) vorkommen.

Überhaupt kann eine durch Naturauslese mühsam erworbene Voll-



Fig. 3. Transgressive Ausspaltung von Winterweizen (zweijährig) aus der Kreuzung zweier echter, konstanter Sommerweizen (einjährig).

kommenheit (deren Zustandekommen in verschiedener Weise, durch verschiedene Erbanlagen gewonnen werden kann) durch Rassenkreuzung leicht gestört, d. h. durch einseitig schlechte Transgressionen durchschnittlich herabgesetzt werden, wogegen es durchaus nicht immer sicher ist, dass eine Verbesserung über den schon angepassten, ausgelesenen Zustand möglich ist. Es ist somit nicht unverständlich, dass Rassenkreuzungen oft einseitig in die schlechte Richtung führen können, d. h. durchgehend schädlich sind. Dies bedeutet aber keine grundsätzliche Abweichung vom mendelschen Kombinationsprinzip, sondern hängt von der Wirkung der Erbanlagen ab.

Sobald die äusserlichen Transgressionen einseitig in die negative, schlechte Richtung gehen, wird natürlich die Bastardnachkommenchaft, als Ganzes betrachtet, *durchschnittlich* schlechter sein als die Elternrassen.

Wenn man aber von solchen Spezialfällen absieht, wo infolge der Wirkung der Erbanlagen die Spaltung einseitig in die schlechte, bzw. gute Richtung geht, ergeben sich schon aus dem allgemeinen Kombinationsprinzip wichtige Konsequenzen, die bei allen Rassenkreuzungen zu berücksichtigen sind. Es ist dabei gleichgültig, ob die Kombinationen sich auf verschiedene äussere Eigenschaften oder auf verschiedene, auf dieselbe Eigenschaft einwirkende, Erbanlagen beziehen. Wenn mehrere verschiedene als Plus und Minus auftretende Eigenschaften mit im Spiele sind, die in verschiedenen Kombinationen treten können, oder wenn für mehrere Eigenschaften verschiedene Erbanlagen vorhanden sind, welche eine Transgressionsspaltung der betreffenden Eigenschaft in negativer oder positiver Richtung verursachen (was erfahrungsgemäss sehr oft vorkommt), dann kommt man bald zu dem Grenzfall, wo die Nachkommen einer Kreuzung überwiegend oder fast alle sich wenigstens in einer Hinsicht schlechter

als die Eltern und ebenso auch in wenigstens einer anderen Hinsicht besser als die Eltern gestalten müssen. Das ist eine notwendige, selbstverständliche Folge des Kombinationsprinzips, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, die aber für jeden mit der mendelschen Statistik Vertrauten ohne weiteres verständlich ist.

Die genaue Berücksichtigung dieser Konsequenz des Kombinationsprinzips ist für die moderne, rationelle praktische Pflanzenzüchtung sehr wichtig. Viele ausgelesene Neukombinationen können zwar jede für sich durch die *Totalkombination* ihrer Erbanlagen besser als die Eltern sein; sie müssen aber meistens auch eine Schwäche besitzen, welche die Eltern nicht haben, angenommen natürlich, dass die notwendigen Voraussetzungen dafür in den Erbanlagen der Eltern existieren, was wenigstens sehr leicht vorkommen kann.

Diese in der einen oder anderen Hinsicht sich äussernden Schwächen kamen in der älteren Rassenlehre dadurch zum Ausdruck, dass man ganz allgemein sagte, eine Bastardnachkommenschaft sei notwendigerweise unharmonisch, schlecht balanciert, haltungslos, unsicher. Man hat also tatsächlich schon vor MENDEL das richtige Verhältnis vorausgeahnt. Die neuere Vererbungsforschung bestätigt auf Grund des Kombinationsprinzips vollkommen diese älteren Ausdrucksweisen, gibt ihnen aber erst einen tieferen, rationellen Inhalt.

Was tut nun der Pflanzenzüchter in solchen Fällen? Er will keine Rasse mit Fehlern züchten. Wird er desillusioniert in seiner ganzen Arbeit? Ja, tatsächlich, Mancher wurde es. Aber das ist unrichtig. Man soll nämlich nicht vergessen, dass die Möglichkeit, Rassen zu züchten, bei denen alle guten Erbanlagen vereinigt sind, doch immer prinzipiell vorhanden ist. Diese Möglichkeit kann zwar sehr gering und praktisch ausserordentlich schwer zu verwirklichen sein, aber sie besteht. Sehr viel hängt dabei von einem äusserst umfassenden Auslesematerial und von einer ausserordentlich scharfen Auslese ab, einer Auslese, die unter Tausenden von Pflanzen nur wenige auswählt und ferner die allerbesten ausgelesenen Linien wieder mit einander kreuzt oder ev. mit den Eltern zurückkreuzt. In dieser Weise geht es beim Kombinieren der guten Erbanlagen allmählich, wenn auch nur langsam vorwärts. Der absichtlich arbeitende Pflanzenzüchter kann nämlich Vieles leisten, was die Naturzüchtung nicht so leicht kann. In einer Hinsicht kann er aber mit der Naturzüchtung nicht konkurrieren, nämlich was die Zeit angeht. Die Natur hat im Laufe der Jahrtausende reichlich Zeit gehabt, ihre Ziele zu ver-

wirklichen. Die ausserordentlich vielen misslungenen Versuche der Natur sehen wir meistens nicht, sondern nur die verhältnismässig guten Endzustände.

Der Pflanzenzüchter muss bei Kreuzungen mit vielen misslingenden Versuchen, vielen ausbleibenden Erfolgen rechnen. Er staune nur nicht darüber, es muss nach der Sache der Natur so sein. Spezialfälle können natürlich leicht vorkommen, wo z. B. äusserlich einseitig schlechte Transgressionen gleichzeitig bei vielen Eigenschaften ausspalten (vergl. oben). Wenn solche einseitig schlechte Transgressionen sich in einer Kreuzungsnachkommenschaft stark häufen, kommt man schliesslich zu dem Grenzfall, wo die Nachkommenschaft einer Kreuzung nicht nur durchschnittlich, sondern durchgehend schlechter als beide Elternrassen werden muss. Der Pflanzenzüchter kann natürlich in solchen Fällen nichts leisten; es ist auch zur Genüge bekannt, dass manche Kreuzungsarbeit ganz ohne praktischen Erfolg geblieben ist. Der Züchter lässt sich aber von solchen negativen Resultaten nicht irreleiten; er weiss eben, dass solche Fälle, als Spezialfälle, vorkommen müssen. Er scheidet dann eine derartige Rassenkreuzung in ihrem Ganzen aus und führt statt deren, Kreuzungen mit *anderen* Elternrassen aus, um bessere Erfolge zu erzielen.

Bisher wurde in meiner Darstellung von Rassenkreuzungen hauptsächlich an solche Fälle gedacht, wo die Elternrassen je ihre besonderen guten Eigenschaften, bezw. Erbanlagen derselben Eigenschaft besitzen, und wo infolgedessen im Vergleich mit den Eltern bessere und schlechtere Eigenschaftskombinationen (bezw. gute und schlechte Transgressionen derselben Eigenschaft) entstehen können. Es dürfen aber auch nicht solche Fälle vergessen werden, wo die eine Elternrasse der anderen Rasse in vielen Eigenschaften, oder in vielen Erbanlagen derselben Eigenschaft, überlegen ist. Der umgekehrte Fall muss dann dem Kombinationsprinzip gemäss eintreffen, nämlich dass die Kreuzungsnachkommenschaft überwiegend und jedenfalls durchschnittlich intermediär, zwischen den Eltern, ausfallen muss, d. h. die Kreuzungsnachkommenschaft wird durchschnittlich besser als die schlechtere Elternrasse, aber schlechter als die bessere Elternrasse. Solche Fälle wurden gerade bei menschlichen Rassenkreuzungen mehrmals erwähnt.

Der häufigste Fall bei Rassenkreuzungen (wie auch bei Artenkreuzungen; vergl. unten) ist wohl der, dass beide Ausspaltungs-

kategorien vorkommen, teils Transgressionsspaltung, teils Intermediärspaltung.

Die beiden Vorgänge können sich bis zu einem gewissen Grade schon bei Kreuzungen nahestehender Formen, z. B. bei Kreuzungen zwischen Formen derselben Population zeigen. Aber je entfernter die Rassen von einander stehen, d. h. in je mehr Erbanlagen sie sich unterscheiden, um so stärker werden und müssen durchschnittlich diese Erscheinungen, sowohl Transgressionsspaltung wie Intermediärspaltung, hervortreten. Daher die wohl begründete alte Auffassung, dass Kreuzungen näher verwandter Formen im allgemeinen nicht so riskant seien. Nach dem Kombinationsprinzip muss es so sein.

In Übereinstimmung damit treten diese Erscheinungen im allgemeinen am stärksten bei Artenkreuzungen hervor. Besonders wichtig ist nämlich die in den letzten Jahren immer mehr gestärkte Erkenntnis, dass die Merkmale, welche die LINNÉschen Arten sowie auch sogar die Gattungen von einander unterscheiden, von Erbanlagen derselben Art bedingt sind wie die Rassenmerkmale. Weder die Grösse noch die übrige Beschaffenheit scheinen die Erbanlagen der Rassenmerkmale von denjenigen der Arten- und Gattungsmerkmale grundsätzlich zu unterscheiden. Die Arten unterscheiden sich durchschnittlich von einander nur durch eine *grössere Anzahl* von Erbanlagen als die Rassen.

LINNÉ, der in älteren Tagen gewissermassen evolutionistische Gedanken äusserte, dachte sich oder ahnte jedenfalls, dass Rassen (Varietäten) aus Artenkreuzungen stammen können. Das ist ja zweifellos vollkommen richtig und besagt prinzipiell nur, dass aus Kreuzung grösserer Unterschiede kleinere Unterschiede (durch Bildung von Intermediärkombinationen) hervorgehen können. Der umgekehrte Vorgang, dass aus Kreuzung kleinerer Unterschiede grössere Unterschiede, d. h. eventuell s. g. Arten aus Rassenkreuzungen, entstehen können (durch Transgressionsspaltung sowie überhaupt durch Bildung von Neukombinationen, die die Unterschiede vergrössern) ahnte dagegen LINNÉ nicht; er konnte auch nicht Alles wissen.

Zwar können Arten sich ferner auch durch verschiedene Chromosomenzahl unterscheiden; die Chromosomen als solche bestimmen aber nicht die Unterschiede, sondern ihre Erbanlagen; nur ist die

Summierung von Chromosomen (und die damit folgende Summierung von Erbanlagen), die bei gewissen Arten- und Gattungskreuzungen erfolgen kann, selbstverständlich ein weiteres, selbstständiges Evolutionsmoment, das an der Seite der gewöhnlichen Kombination liegt.

Selbstverständlich soll nicht behauptet werden, dass die jetzt beschriebenen Vorgänge alle Erscheinungen bei Rassen- und Artenkreuzungen aufklären. Es können auch andere Momente mitspielen. Aber jedenfalls spielen sie eine grosse Rolle.

Schliesslich sei noch, um allen Missverständnissen vorzubeugen, nur kurz hervorgehoben, dass man natürlich nicht die bei Pflanzen gemachten Befunde mit Hinsicht auf Rassenkreuzungen beim Menschen verallgemeinern darf. Wie die Verhältnisse beim Menschen in verschiedenen Fällen liegen, kann nur durch Spezialuntersuchungen ermittelt werden. Wohl sei es aber erlaubt, auf Grund der bei Pflanzen erworbenen Erfahrungen und theoretischen Kenntnisse *auf die eventuelle Gefahr von Rassenmischungen, insbesondere grösseren solcher, hinzuweisen, wenn diese nicht von einer starken positiven Selektion begleitet werden können, und vor allem, wenn infolge von Geburtszahlunterschieden im Gegenteil eine gefährliche Kontraselektion in der Bevölkerung schon vorhanden ist.* Wenn die Verhältnisse beim Menschen einigermaßen so liegen wie bei manchen Kulturpflanzen, dann würde der Eugeniker, insofern er bessere Kombinationen absichtlich erstreben wollte, sich zweifellos als erstes Moment mit Arbeiten *innerhalb* einer Population befassen und Rassenkreuzungen im eigentlichen Sinne vermeiden und abraten.

Dadurch wird die Bedeutung der Rassenkreuzung als zweiter Fortschrittsmoment in keiner Weise verkannt. Es entsteht dann aber in jedem Falle die Frage: Welches ist der Sinn der betreffenden Rassenkreuzung? Dass die Verhältnisse dann z. B. bei erblich höher stehenden und niedriger stehenden Rassen ganz verschieden beurteilt werden müssen, ist ohne weiteres verständlich. Auch die Frage der erblichen Anpassungseigenschaften der Rassen sowie der davon unabhängigen anderen erblichen Eigenschaften ist zu berücksichtigen. Es würde aber hier zu weit führen, darauf einzugehen. Es wäre dafür eine besondere Darstellung nötig, für welche auch manche Analogien mit den Bestrebungen und Erfolgen der Pflanzenzüchtung nicht ohne prinzipielles Interesse sein könnten.

PISUM-CROSSES III

by

S. J. WELLENSIEK

(Wageningen, Holland)

(Received Febr. 23^d, 1928)

CONTENTS

INTRODUCTION	225
I. POD-COLOR CROSSES	226
§ 1. <i>Materials</i> , p. 226. § 2. <i>Former results</i> , p. 228.	
§ 3. <i>New data</i> , p. 228. § 4. <i>General conclusions and discussion</i> , p. 240.	
II. HILUM-COLOR CROSS	242
III. THE ANALYSIS OF SOME SPONTANEOUS CROSSES	244
§ 1. <i>Spont. cross III</i> , p. 244. § 2. <i>Spont. cross IV</i> , p. 246.	
§ 3. <i>Spont. cross V</i> , p. 247. § 4. <i>Conclusion</i> , p. 248.	
IV. SUMMARY	248
LITERATURE CITED	249
APPENDIX: SUMMARIZING TABLES OF THE TOTAL RESULTS OF THE CROSSES	250

INTRODUCTION

This paper deals with the results of the following Pisum-crosses:

(1) "*Pod-color crosses*", in which pod-color was studied primarily. The results relating to this character were published before (7), just as preliminary results on the relations of the factors involved in these crosses. New F_2 , F_3 and back-cross data are now available and these make it possible to draw more definite conclusions on the factorial relations.

(2) "*Hilum-color cross*", originally made with the purpose to study hilum-color. A new case of linkage and a mutation were found in this cross.

(3) "*Spontaneous crosses*". The analysis of two spontaneous crosses

was published before (8, p. 353-357). Data on three more such crosses will be published in the present paper. One of these, Spont. Cross IV, throws some new light on the genetics of pod-color.

The methods used in the present studies, both with regard to the field work and to the calculations, are the same as those recently described in detail in a paper on linkage in *Pisum* (11, p. 447-448). Also, in 1925 and 1926 the plants were grown in the experimental garden of the Genetics Laboratory at Wageningen, Holland, while the material in 1927 was grown at University Farm, St. Paul, Minn. I wish to express my indebtedness to Dr. J. A. HONING, Wageningen, Holland and to Dr. E. C. STAKMAN, St. Paul, Minn., who enabled me to carry on the work by putting part of their fields at my disposal.

I. POD-COLOR CROSSES

As mentioned in the "Introduction", the relations between a number of factors in some crosses — originally made in order to study pod-color — will be dealt with. The results of crossings are never quite satisfactory if not, besides the action of the genetic factors involved, also their interrelationships are known. Since quite a few factorial relations remained uncertain in former crosses, the study of them was continued. The factor-relations in the individual crosses are rather certain now, but comparison of the results of the different crosses leaves some questions open. These will have to be studied on material which is more suited for investigating factorial relations than the present material is.

§ 1. *Materials*

The action of the factors in question has been detailed in "Pisum-Crosses I". Therefore a short description will do here

- (1) *A*: Flowers colored; *a*: white, formerly symbolized as *A*₁ (cp. 5).
- (2) *Gp*: Pods green; *gp*: yellow in the absence of *A* and/or *P*₁.
- (3) *P*₁: Pods violet when *A* and *Gp* are also present, red when *A* and *gp* are present.
- (4) *P*: Presence of a membrane in the pod-wall.
- (5) *V*: Thick membrane in the pod-wall, in the presence of *P*; *v*: thin membrane, in *P*'s presence. (Cp. 11, p. 446).
- (6) *N*: Pod-wall thin; *n*: thick.

(7) S_s : Pods straight; s_s : curved. This factor was formerly symbolized as Cp , but WHITE's symbol S_s has the right of priority (8, p. 359).

(8) F : Seed-coat violet stippled in the presence of A . This factor was not studied previously in the pod-color crosses.

The material is not exceptionally good for a study of factor-relations, because classification of violet and red pods (factor P_1) and of straight and curved pods (factor S_s) can only be done after repeated observation, owing to modification of the characteristics. However, repeated careful observation makes classification quite certain.

The parental lines are:

Pois à cosse violette: $A A Gp Gp P_1 P_1 P P V V N N S_s S_s f f$
 Pois à cosse jaune: $a a gp gp p_1 p_1 p p V V N N S_s S_s F F$
 Pois à cosse rouge: $A A gp gp P_1 P_1 P P V V N N S_s S_s f f$
 Reuzenboterpeul: $a a Gp Gp p_1 p_1 P P v v n n s_s s_s F F$

V and F in Pois à cosse jaune and F in Reuzenboterpeul are cryptomeric.

The crosses with the factors involved in each of them, are:

Cross 10. P. à c. jaune \times P. à c. violette: $A-Gp-P_1-P(-F)$

Cross 11. P. à c. violette \times P. à c. rouge: Gp

Cross 12. Reuzenboterp. \times P. à c. violette: $A-P_1-V-N-S_s-F$

Cross 13. P. à c. jaune \times P. à c. rouge: $A-P_1-P-F$

Cross 14. Reuzenboterp. \times P. à c. rouge: $A-Gp-P_1-V-N-S_s-F$

Cross 27. P. à c. jaune \times Reuzenboterp.: $Gp-P-V-N-S_s$

The relations of F to the other factors in cross 10 were not studied. Cross 11 is of no value for relation-studies. These crosses are only mentioned for completeness' sake. F_2 data are available of crosses 12, 13, 14 and 27, F_3 and back-cross data of cross 12. The back-crosses are:

12a: $A a P_1 p_1 V v N n S_s s_s \times a a p_1 p_1 v v n n s_s s_s$

12b: $a a p_1 p_1 v v n n s_s s_s \times A a P_1 p_1 V v N n S_s s_s$

Back-crossing in peas is rather troublesome, because so few seeds are obtained in each crossing. It has only been possible to carry on the research along the method of back-crossing by the very much appreciated aid of my wife. Cross 12 was chosen for back-crossing, because quite a few relations in this cross had remained doubtful in previous investigations. Of back-cross 12a 98 were made, 85 of which succeeded,

giving 510 seeds which yielded 481 plants. Of back-cross 12*b* these figures are: 101 crosses, 87 succeeded, 423 seeds and 363 plants.

Although no differences of importance were found between the results of 12*a* and 12*b*, they are kept separate in the following.

The germination and growth of the other material was quite satisfactory with the exception of cross 27. Out of 546 F_2 seeds sown only 312 yielded full-grown plants. It remained unknown what caused the poor germination in this case. Soil conditions cannot be the cause, since the plants were grown amidst well-germinating material of other crosses.

§ 2. *Former results*

In "Pisum-Crosses I" (7, p. 38-48) the following results were published:

- (1) Independence of $A-Gp-P_1-P$ in cross 10.
- (2) Independence of $A-P_1$, $A-V$, $A-N$, $A-S_s$, $V-N$; evidence of linkage between P_1-S_s , $V-S_s$, $N-S_s$ and uncertain relations of P_1-V and P_1-N in cross 12.
- (3) Independence of $A-P_1-P$ in cross 13.
- (4) Independence of $A-P_1-V-[Gp, S_s, N]$ — brackets indicating a linked group — in cross 14. The existence of linkage between Gp and S_s was doubted by Miss SVERDRUP (3). Therefore the relations between Gp , S_s and N will be considered as uncertain and subject to discussion in the following.

Cross 27 was not studied before at all.

§ 3. *New data*

Those segregations which gave satisfactory results in previous experiments will not be discussed any more. As to pod-color, similar results were obtained as before and therefore the genetics of this character will not be treated any more. The summarized total F_2 results of crosses 12, 13, 14 and 27 and the results of back-crosses 12*a* and 12*b* are given as appendix of this paper. They contain all information wanted with regard to single factor segregations and to factor-relations.

Only those factor-relations which were not studied before and those which gave uncertain results or evidence of linkage before will be treated in more or less detail. Very little use will be made of the F_2 data of cross 12, although almost 1200 individuals were studied. It

lies in the nature of an F_2 generation that few of the families studied can be used for determining factor-relations. Moreover, in small families it is often hard to tell whether we deal with free segregation, with the coupling or with the repulsion phase. Adding results of different families — which is necessary in order to get sufficiently large numbers — may be erroneous in such cases.

The following points will be discussed:

(a) F_3 and back-crosses involving the monofactorial characteristics of pod-wall and pod-form (factors N and S_s), because these factors were described for the first time in "Pisum-Crosses I" and only F_2 data were given;

(b) the relations of F to the other factors and of $P-V$, $P-N$ and $P-S_s$ which are all new in the present material.

(c) the doubtful former results in cross 12;

(d) the group [Gp , S_s , N] and its relation to F ;

(e) the variation in the strength of the linkage $N-S_s$.

(a) F_3 and back-cross data on factors N and S_s

Out of 29 NN or Nn F_2 plants 17 segregated in F_3 and 12 kept constant; expectation (19.3) : (9.7), actual deviation divided by standard deviation, indicated as c , being 0.9. The segregating families gave a ratio of 562 : 172; expectation (550.5) : (183.5), $c = 0.9$.

Back-cross 12a gave a ratio of 255 : 226; exp. (240.5) : (240.5), $c = 1.3$; back-cross 12b gave 186 : 177; exp. (181.5) : (181.5), $c = 0.5$.

Out of 29 S_sS_s or S_ss F_2 plants 17 segregated in F_3 and 12 kept constant; exp. (19.3) : (9.7), $c = 0.9$. The segregating families gave a ratio of 509 : 155; exp. (498) : (166), $c = 1.0$.

Back-cross 12a gave a ratio of 267 : 214; exp. (240.5) : (240.5), $c = 1.5$; 12b gave 175 : 188; exp. (181.5) : (181.5), $c = 0.7$.

The monofactorial character in both cases is very clear. The same was found for the other factors — which have been described by several other investigators — with the exception of P_1 . Out of 17 P_1P_1 or P_1p_1 families 5 segregated and 12 kept constant; exp. (11.3) : (5.7), $c = 3.3$. However, in the segregating families the ratio was 114 : 39; exp. (114.75) : (38.25), while the back-crosses gave satisfactory results too — c being 1.1 and 2.7 respectively —, so that there is no reason to doubt the monofactorial character in question.

(b) *Relations not studied before in the pod-color crosses*

As in "Linkage-studies in Pisum I" (11) the actual figures for the F_2 segregation are followed by a semi-colon and next the ratio $(AB + ab) : (Ab + aB)$ is given. The following line represents the corresponding theoretical expectations which are printed in parenthesis and c, at last, indicates actual deviation divided by standard deviation of the last theoretical expectation. Back-cross data are treated in the same way. In calculating the expectations, the deviations of the single characteristics from 3 : 1 or from 1 : 1 are taken into account. When the F_2 expectation is 9 : 3 : 4 only the first two terms will be used.

<i>A-F.</i>	102	:	40
Cross 12.	(106.5)	:	(35.5)
	c 0.9		
Cross 13.	68	:	23
	(68.25)	:	(22.75)
	c 0.05		
Cross 14.	127	:	(53)
	(135)	:	(45)
	c 1.4		

<i>Gp-F.</i>	107	:	26	:	20	:	27	;	134	:	46
Cross 14.	(94)	:	(39)	:	(33)	:	(14)	;	(108)	:	(72)
									c 3.9		

Linkage is evident. The gametic ratio was calculated as 5.2 : 1.3 : 1.7 : 5.2 which indicates a crossing-over of 22.4 %.

<i>P₁-F.</i>	79	:	34	:	23	:	6	;	85	:	57
Cross 12.	(82)	:	(32)	:	(20)	:	(8)	;	(90)	:	(52)
									c 0.8		
Cross 13.	47	:	18	:	21	:	5	;	52	:	39
	(48)	:	(17)	:	(20)	:	(6)	;	(54)	:	(37)
									c 0.4		
Cross 14.	99	:	38	:	28	:	15	;	114	:	66
	(97)	:	(40)	:	(30)	:	(13)	;	(110)	:	(70)
									c 0.6		

<i>P-V.</i>	183	:	57
Cross 27.	180	:	(60)
	c 0.4		

<i>P-N.</i>	180 : 60 : 49 : 23 ;	203 : 109
Cross 27.	(176) : (64) : (53) : (19) ;	(195) : (117)
		c 0.9
<i>P-S_s.</i>	183 : 57 : 49 : 23 ;	206 : 106
Cross 27.	(179) : (62) : (53) : (18);	(197) : (115)
		c 1.0
<i>P-F.</i>	48 : 16 : 20 : 7 ;	55 : 36
Cross 13.	(48) : (16) : (20) : 7 ;	(55) : (36)
		c 0.0
<i>V-F.</i>	75 : 31 : 27 : 9 ;	84 : 58
Cross 12.	(76) : (30) : (26) : (10);	(86) : (56)
		c 0.3
Cross 14.	92 : 40 : 35 : 13 ;	105 : 75
	(93) : (39) : (34) : (14);	(107) : (73)
		c 0.3
<i>N-F.</i>	82 : 31 : 20 : 9 ;	91 : 51
Cross 12.	(82) : (32) : (20) : (8);	(90) : (52)
		c 0.2
Cross 14.	90 : 40 : 37 : 13 ;	103 : 77
	(92) : (38) : (35) : (15);	(107) : (73)
		c 0.6
<i>S_s-F.</i>	80 : 31 : 22 : 9 ;	89 : 53
Cross 12.	(80) : (31) : (22) : (9);	(89) : (53)
		c 0.0
Cross 14.	98 : 38 : 29 : 15 ;	113 : 67
	(97) : (39) : (31) : (13);	(110) : (70)
		c 0.5

In all these cases there is independent inheritance, except for *Gp-F*.

(c) *The doubtful former results in cross 12*

The relations which should be discussed here, are those between *P₁-V-N-S_s*. The experimental results will be mentioned first in tabular form. Since back-cross results are considered to be far more useful than *F₂* data, the latter will only be mentioned when there is a special reason for it.

<i>P₁-V.</i>	79 : 44 : 51 : 55 ;	134 : 95
Back-cross 12a.	(70) : (53) : (60) : (46);	(116) : (113)
		c 2.4

Back-cross 12b.	50 : 54 : 32 : 36 ;	86 : 86
	(50) : (54) : (32) : (36);	(86) : (86)
		c 0.0
P_1 -N.	65 : 58 : 60 : 46 ;	111 : 118
Back-cross 12a.	(67) : (56) : (58) : (48);	(115) : (114)
		c 0.5
Back-cross 12b.	49 : 55 : 37 : 31 ;	80 : 92
	(52) : (52) : (34) : (34);	(86) : (86)
		c 0.9
P_1 -Ss.	90 : 23 : 21 : 8 ;	98 : 44
Cross 12.	(89) : (25) : (22) : (6);	(95) : (47)
		c 0.6
Back-cross 12a.	79 : 44 : 53 : 53 ;	132 : 97
	(71) : (52) : (61) : (45);	(116) : (113)
		c 2.1
Back-cross 12b.	49 : 55 : 29 : 39 ;	88 : 84
	(47) : (57) : (31) : (37);	(84) : (88)
		c 0.6
V-N.	136 : 121 : 119 : 105 ;	241 : 240
Back-cross 12a.	(136) : (121) : (119) : (105);	(241) : (240)
		c 0.0
Back-cross 12b.	100 : 82 : 86 : 95 ;	195 : 168
	(93) : (89) : (93) : (88);	(181) : (182)
		c 1.5
V-Ss.	159 : 98 : 108 : 116 ;	275 : 206
Back-cross 12a.	(143) : (114) : (124) : (100);	(243) : (238)
		c 2.9
Back-cross 12b.	100 : 82 : 75 : 106 ;	206 : 157
	(88) : (94) : (87) : (94);	(182) : (181)
		c 2.5
In both cases the deviations are pretty large, although they do not necessarily point to linkage. If there would be linkage, the crossing-over percentages would be 42.8 % resp. 43.2 %.		
N-Ss.	229 : 26 : 38 : 188 ;	417 : 64
Back-cross 12a.	(142) : (113) : (125) : (101);	(243) : (238)
		c 16.0

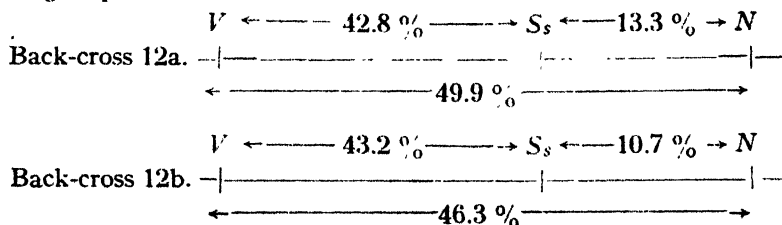
Back-cross 12b. 161 : 25 : 14 : 163 ; 324 : 39
 (89) : (96) : (86) : (92); (181) : (182)
 c 15.1

In 12a the percentage of crossing-over is 13.3 %, in 12b it is 10.7 %.
 Let us now discuss these experimental results.

As to P_1-V and P_1-N , the uncertain former results are not uncertain any more when the deviations from 3 : 1 of the two monofactorial segregations which build up the bifactorial segregations, are taken into account. This method of calculation was not used in "Pisum-Crosses I". It would have pointed to independence and this is confirmed in the new results.

P_1-S_s , however, might be linked with a crossing-over of 30 % according to KAPPERT's method of calculating the F_2 expectation. This was not confirmed in the new material, nor in F_2 , nor in the back-crosses, nor in the F_2 of cross 14 which is not discussed here now. Therefore we must conclude that P_1-S_s are really independent and that very large chance deviations suggested linkage in one case.

There are strong indications that $V-S_s-N$ belong to one linkage-group and that the factors are localized in the given order. There is no doubt about linkage between S_s-N . In 8 F_2 's, F_3 's or back-crosses this linkage was found and never was there any indication of independence. $V-S_s$ were found to be linked in previous investigations. This was confirmed in the F_3 , but not in a new F_2 ; these data have not been mentioned, because they are considered of small value compared with the back-crosses. As said before, the back-cross data do not necessarily point to linkage, although the deviations are large. No indications of linkage between $V-N$ were ever found. If, however, we surmise linkage between $V-S_s-N$, the back-cross data suggest the following maps:



In 12a the double crossing-over between $V-N$ was found to be 3.1 %, in 12b it is 3.8 %. We find a strong support for the above

hypothesis in determining whether there is interference. The phenotypic ratio — being identical with the gametic ratio —:

$VS_sN : VS_sn : V_{Ss}N : V_{Ss}n : vS_sN : vS_sn : vs_sN : vs_sn$

in back-cross 12a is:

128 : 31 : 8 : 90 : 101 : 7 : 18 : 98

and in back-cross 12b it is:

90 : 10 : 10 : 72 : 71 : 4 : 15 : 91

From these data we can determine:

					12a	12b
cr.-ov.	$V-S_s$	among	non cross-overs	S_s-N	45.8 %	44.1 %
"	"	"	cross-overs	"	23.4 %	35.9 %
"	$N-S_s$	"	non cross-overs	$V-S_s$	21.4 %	12.1 %
"	"	"	cross-overs	"	7.2 %	8.9 %
"	$V-N$	"	non cross-overs	$V-S_s$	17.8 %	10.1 %
"	"	"	cross-overs	"	92.7 %	91.1 %
"	"	"	non-cross overs	S_s-N	45.6 %	44.1 %
"	"	"	cross-overs	"	76.5 %	64.1 %

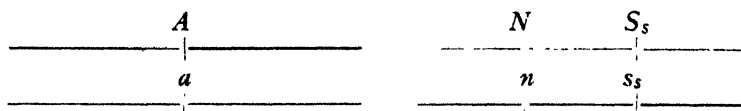
Similar results were obtained from the F_2 data, but these are based on considerably smaller numbers of gametes and therefore are not mentioned here. The above figures are based on sufficiently large numbers and are very suggestive for a localization of $V-S_s-N$ as surmised above.

It is interesting to study the similar situation with regard to e.g. $A-N-S_s$ of which A is supposed to be independent of the linked factors $N-S_s$. Here we find:

					12a	12b
recomb.	$A-N$	among	non cross-overs	$N-S_s$	48.2 %	52.1 %
"	"	"	cross-overs	"	51.5 %	43.6 %
cr.-ov	$N-S_s$	"	non recombinations	$A-N$	12.5 %	12.4 %
"	"	"	recombinations	"	14.1 %	9.1 %
recomb.	$A-S_s$	"	non recombinations	$A-N$	12.5 %	12.4 %
"	"	"	recombinations	"	85.9 %	90.8 %
"	"	"	non cross-overs	$N-S_s$	48.2 %	52.1 %
"	"	"	cross-overs	"	48.4 %	51.3 %

Evidently recombination $A-N$ is not influenced by non crossing-

over or crossing-over between $N-S_s$. It is true that in 12b there is a rather large difference, but the course of the figures of 12a is just opposite to 12b! Neither is crossing-over between $N-S_s$ influenced by non-recombination or recombination $A-N$ and the same holds true for $A-S_s$ by $N-S_s$. But there is a considerable influence on recombination $A-S_s$ from non-recombination or recombination $A-N$. This is exactly what we expect when we realize that the original situation of two pairs of chromosomes is supposed to be:



The chance to get AS_s gametes is considerably greater among the AN gametes than among the An ones, because there is relatively little crossing-over between N and S_s . This means less recombinations As_s among the AN gametes than among the An ones.

When the same calculations as were mentioned above for A , N and S_s are made for A , V and S_s , we find:

					12a	12b
recomb.	$A-V$	among	non cross-overs	$V-S_s$	45.8 %	54.3 %
"	"	"	cross-overs	"	48.5 %	49.7 %
cr.ov.	$V-S_s$	"	non recombinations	$A-V$	41.6 %	45.6 %
"	"	"	recombinations	"	44.2 %	41.0 %
recomb.	$A-S_s$	"	non recombinations	$A-V$	41.6 %	45.6 %
"	"	"	recombinations	"	55.7 %	58.9 %
"	"	"	non cross-overs	$V-S_s$	45.8 %	54.3 %
"	"	"	cross-overs	"	51.5 %	50.3 %

The only differences of importance are those between the figures on the fifth and the sixth line. Again, this is exactly what we expect. The differences are smaller than in the case of the factors A , N and S_s as mentioned above. This is caused by the less frequent crossing-over between $N-S_s$ than between $V-S_s$. That differences of importance were found in both back-crosses is a strong support for the linkage between V and S_s .

Let us, at last, consider the relations between $A-V-N$ of which $V-N$ are supposed to be linked. Here we have:

					12a	12b
recomb.	$A-V$	among	non cross-overs	$V-N$	45.6 %	53.3 %
"	"	"	cross-overs	"	48.3 %	51.2 %
cr.-ov.	$V-N$	"	non recombination	$A-V$	48.6 %	47.4 %
"	"	"	recombination	"	52.6 %	45.3 %
recomb.	$A-N$	"	non recombination	$A-V$	48.6 %	47.4 %
"	"	"	recombination	"	48.7 %	54.7 %
"	"	"	non cross-overs	$V-N$	45.6 %	53.3 %
"	"	"	cross-overs	"	51.7 %	48.8 %

In this case there are no differences of importance and this is in perfect harmony with the assumption of about 50 % crossing-over between $V-N$.

Conclusion. Linkage between $N-S_s$ is certain. Linkage between $V-S_s$ is evident, but it is not absolutely necessary in all cases to assume this linkage. The existence of interference in the group $V-N-S_s$, however, makes it very evident that the three factors really belong to one group. This hypothesis is supported by studying interference-relations between $A-N-S_s$, $A-V-S_s$ and $A-V-N$ of which A is independent from the other two factors mentioned. Linkage between $N-S_s$ and between $V-S_s$ follows from these calculations and this makes the existence of the group $V-N-S_s$ evident.

Considering all relations in cross 12 it appears that there is independent inheritance of $A-P_1-[V, S_s, N]-F$, where a linked group is printed between brackets.

(d) *The linkage-group $Gp-N-S_s$ and its relation to F*

In "Pisum-Crosses I" the hypothesis was put forth that $Gp-S_s-N$ belonged to one linkage-group in the given order. Miss SVERDRUP (3) has drawn the attention to the fact that the relation $Gp-S_s$ has been treated as coupling phase, but that I dealt with the repulsion phase. She concludes that linkage cannot be the case here. But I already pointed to the fact that we might deal with more than 50 % crossing-over (9).

Indeed, when the relations between Gp , N and S_s , as mentioned in "Pisum-Crosses I", are treated according to the new methods of calculation, we find no evidence of linkage between $Gp-N$, linkage be-

tween $Gp-S_s$ with 67.5 % crossing-over and linkage between $N-S_s$ with 30.5 % crossing-over.

This would point to localization in one of the chromosomes in the order $Gp-N-S_s$.

New data are at hand now, namely F_2 data of crosses 14 and 27. These are:

$Gp-N$.	129 : 49 : 43 : 21 ;	150 : 92
Cross 14.	(126) : (52) : (45) : (19);	(145) : (97)
		c 0.7

The gametic ratio is 3.7 : 3.8 : 3.4 : 4.6 and the crossing-over — if there would be linkage — would be 53.5 %.

Cross 27.	176 : 62 : 53 : 21 ;	197 : 115
	(174) : (63) : (55) : (20);	(194) : (118)
		c 0.3

The gametic ratio is 4.6 : 4.5 : 4.0 : 4.6 which would mean a crossing-over of 52.0 %.

$Gp-S_s$.	148 : 30 : 37 : 27 ;	175 : 67
Cross 14.	(136) : (42) : (49) : (15);	(151) : (91)
		c 3.2

The gametic ratio is 5.2 : 2.4 : 2.8 : 5.2 and the crossing-over — we deal with the repulsion phase — is 66.6 %.

Cross 27.	184 : 54 : 48 : 26 ;	210 : 102
	(177) : (61) : (55) : (19);	(196) : (116)
		c 1.6

The gametic ratio is 5.1 : 3.9 : 3.5 : 5.1 and the crossing-over would be 57.9 %, but linkage is not evident in this case.

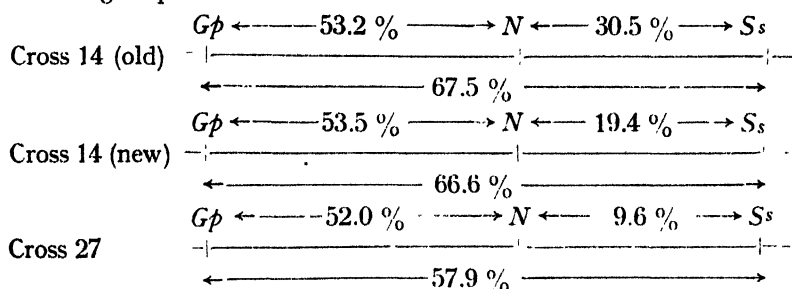
$N-S_s$.	156 : 14 : 29 : 43 ;*	199 : 43
Cross 14.	(129) : (40) : (56) : (17);	(146) : (96)
		c 7.0

The crossing-over is 19.4 % which follows from the gametic ratio 6.0 : 1.0 : 2.0 : 6.5.

Cross 27.	216 : 13 : 16 : 67 ;	283 : 29
	(170) : (59) : (62) : (21);	(191) : (121)
		c 10.7

The crossing-over of 9.6 % follows from the gametic ratio 7.8 : 0.9 : 0.8 : 8.2.

The above data, together with the corrected old ones, suggest the following maps:



Assuming that the three factors in question really belong to the same group, it is striking that the relative distances $Gp-N$ agree very well in all three cases, just as $Gp-S_s$ in the first two cases. There is a considerable variation of $N-S_s$ which cannot be genotypically determined in the first two cases, because the parental lines of both crosses are the same. If we consider the values 30.5 % and 19.4 % as extreme chance variations, the value of 9.6 % in cross 27 may be genotypically determined to be low, because one of the parental lines in this cross is different from those in cross 14. The low value for $N-S_s$ in cross 27 can be considered to lower also the value for $Gp-S_s$. But — considering the agreement in the three values for $Gp-N$ — we must conclude that in cross 27 the crossing-over is genetically influenced only in a part of the chromosome, namely in the right part. The data at hand cannot be considered as an absolute proof, of course, but the idea is very suggestive.

In studying the interference the figures of the two crosses 14 are taken together. This is admitted since the parental lines are the same in both crosses and since the results of both crosses agree fairly well. We then find:

				cross 14	cross 27
cr.-ov.	$Gp-N$ among	non cross-overs	$N-S_s$	63.2 %	55.9 %
"	"	cross-overs	"	18.8 %	12.5 %
cr.-ov.	$N-S_s$	non cross-overs	$Gp-N$	41.3 %	16.5 %
"	"	cross-overs	"	8.6 %	2.2 %
cr.-ov.	$Gp-S_s$	non cross-overs	$Gp-N$	41.3 %	16.5 %
"	"	cross-overs	"	91.3 %	97.8 %
"	"	non cross-overs	$N-S_s$	63.2 %	55.9 %
"	"	cross-overs	"	81.1 %	87.5 %

These data are very suggestive for a localization of $Gp-N-S_s$ in the same chromosome. There are some large differences between the two crosses, but this is also the case in the original percentages of crossing-over. The percentages of double crossing-over were found to be 4.5 % in cross 14 and 1.1 % in cross 27.

It was shown before (p. 230) that Gp and F are linked with a crossing-over of 22.4 % in cross 14. This would bring F in the group $Gp-N-S_s$. No linkage between $N-F$ and S_s-F was found however (p. 231). We might suppose that the order in the chromosome is: $Gp-F-N-S_s$. This means about 50 % crossing-over between $F-S_s$, but about 30 % between $F-N$ and this is too low a value to escape observation. The present data do not allow to decide this question. Therefore we must conclude that the relation of F to the group $Gp-N-S_s$ is still unknown. Gp and F [were found to be linked in one other cross (p. 243), but they were independently inherited in a second one (11, p. 456).

Conclusion. There is good evidence for the existence of a linkage-group $Gp-N-S_s$, both in cross 14 and in cross 27. The percentage of crossing-over between $Gp-S_s$ is considerably higher than 50 %. Although F is linked to Gp , there is no evidence to include F in the group $Gp-N-S_s$. The relation of F to the group in question remains unknown.

(c) *The variation in the strength of the linkage $N-S_s$*

$N-S_s$ were found to be linked in eight F_2 's, F_3 's or back-crosses. The different values for the percentages of crossing-over are put together in the following table.

material studied		year	number of plants	% crossing-over
cross 12	F_2	1924	417	21.5
"	F_3	1925	413	16.5
"	F_2	1926	184	14.2
back-cross	12a	1927	481	13.3
"	12b	1927	363	10.7
cross 14	F_2	1924	237	30.5
"	"	1926	242	19.4
cross 27	F_2	1927	312	10.7

We see that, in general, cross 14 has given higher values than crosses 12 and 27 and the back-crosses 12a and 12b. This may be caused by the genotype of the parents of the cross. There is another striking fact. Excluding the not very reliable F_3 of cross 12, we find that in 1924 the values are higher than in 1926 and in 1926 again higher than in 1927. This points to the existence of seasonal variations.

Consequently there is some evidence that crossing-over is influenced both by the genotype of the parents of the cross and by environic circumstances.

§ 4. *General conclusions and discussion*

In the different pod-color crosses the following results were obtained.

In cross 10 $A-Gp-P_1-P$ are independent (old data).

The evidence of independence of $A-P_1-[V, S_s, N]-F$ in cross 12 has been amply discussed (p. 231—236).

Combining former results of cross 13, namely independence of $A-P_1-P$, with new data on the relations of these factors to F (p. 230—231), gives independence of $A-P_1-P-F$.

In cross 14 $A-[Gp, N, S_s]-P_1-V$ are independent, while the relation of F to the group of three linked factors is unknown; $Gp-F$ are linked, but $N-F$ and S_s-F do not show linkage.

The results of cross 27 would show that $Gp-[N, S_s]-P-V$ are independent. It has already been discussed that evidently Gp belongs to the group $N-S_s$.

When we compare these individual results, we see that $Gp-N-S_s-V$ must belong to one group according to the well known *Drosophila* principles. Furthermore the linkage $Gp-F$ would bring F in this group too.

Let us first discuss the evidence of the existence of a group $Gp-N-S_s-V$. Evidently $Gp-N-S_s$ belong to one group and the same is true for $V-S_s-N$ in cross 12. In crosses 14 and 27 V was found independent of S_s-N . The evidence of a group $V-S_s-N$ in cross 12, however, is based on back-cross data which resulted in crossing-over values for $V-S_s$ and $V-N$ not very far from 50 %. It is therefore quite possible that linkage has escaped observation in crosses 14 and 27. Since back-cross data are far more reliable than F_2 data, the existence of the group $V-S_s-N$ is rather evident.

The objection against the existence of the group $Gp-N-S_s-V$ is that $Gp-V$ were found independent, both in crosses 14 and 27. When we consider that the linkage-value for $Gp-S_s$ was found to be more than 50 % — 57.9 %, 66.6 % and 67.5 % in different cases — and furthermore that the values for S_s-V are about 40 %, the expected percentage of crossing-over between $Gp-V$ would be about 100 %! This means a phenotypically very strong linkage, of which no indication was obtained. It might be that a considerable double crossing-over would lower the crossing-over value materially, but it cannot be understood then why $Gp-S_s$ show linkage with more than 50 % crossing-over, while the — theoretically — farther apart $Gp-V$ do not show any linkage. The present material does not allow to solve this question.

It is still far more difficult to form an idea on the relation of F to the other factors in question. This question too must remain open for the present.

Consequently we see that it has been possible to form an idea on the interrelations of the factors in the individual crosses — with the exception of the relation of F to $Gp-N-S_s$ in cross 14 —, but that it is impossible to combine these results into one general conclusion. Back-crossing of an individual, heterozygous for all factors with uncertain interrelations, with the all-recessive will be the only method to study the present problem.

The calculation of interference relations has proven to be valuable in deciding whether three factors belong to one group or not. It is a pity that no data are available as yet to study interference relations of the four factors $Gp-N-S_s-I$.

The existence of more than 50 % crossing-over, as found in cross 14 and probably also in cross 27, is different from what has been found in *Drosophila*. As far as I know, only CLAUSEN (1, p. 20-22) in his *Viola* studies obtained results pointing to the existence of more than 50 % crossing-over. It was mentioned in another paper by the present author (11, p. 444) that RASMUSSEN obtained results in *Pisum* which would suggest more than 50 % crossing-over.

The present material offers again instances of the great variability in the percentage of crossing-over. Data on $N-S_s$ make it evident that both the genotype of the parents of the cross and the environmental

conditions may bring about variation. In the group $Gp-N-S_s$ some indications were obtained pointing to an influence of the genotypes of the parents of the cross on crossing-over in only a part of the chromosome.

In "Linkage-studies in *Pisum I*" (11, p. 463) the difficulties, met with in studying linkage relations in *Pisum*, are summarized. They are: variation in the crossing-over percentages up to about 50 %, double crossing-over and interference. To these must be added, as a result of the present study: the occurrence of more than 50 % crossing-over.

II. HILUM-COLOR CROSS

The genetics of hilum-color is much less complicated than it seemed to be some time ago. According to KAJANUS (2) black hilum is brought about by a dominant factor which in independent in its action of the presence of a colored seed-coat. In the absence of the black-hilum-factor the hilum-color depends on the color of the seed-coat to which it runs parallel. When discussing this theory, the present author (6, p. 383) pointed out that a cross of the type: colored flower (= colored seed-coat), non black hilum \times white flower (= colorless seed-coat), black hilum — or, factorially speaking: $AA\ pl\ pl \times aa\ Pl\ Pl$ — should be studied as a test of the theory. In the following the results of the cross mentioned are reported.

The factors for violet stippling and brown marbling of the seed-coat depend in their action on the presence of A which determines seed-coat color. It is therefore rather remarkable that black hilum would be independent in its action of A . Although the results of several investigators (6, p. 382-384) give evidence to the independence of black hilum of A , it was thought worth while to confirm it by studying the cross $AA\ pl\ pl \times aa\ Pl\ Pl$, not yet made by other workers.

The parents of the cross were *Pois Careta à œil noir* (white flowered, green-podded with black hilum and stippled seed-coat) and *Pois à cosse rouge* (purple flowered, red-podded with non-black hilum, namely brown, and non-stippled seed-coat). Factorially the cross was $aGp\ p_1\ Pl\ F \times A\ gp\ P_1\ pl\ f$.

The following F_2 -results of cross 26 — as the cross in question was numbered — were obtained.

Hilum-color. Black: non black = 171 : 63
 (175.5) : (58.5)
 c 0.7

Color of seed-coat c.a. in relation to hilum-color (factors A-Pl).

125 : 45 : 46 : 18 ; 143 : 91
 (124) : (46) : (47) : (17); (141) : (93)
 c 0.3

This segregation clearly confirms the theory as mentioned above.

Pod-color. The parents of the cross were so chosen that all three pod-color factors were involved, namely *A*, *Gp* and *P₁*. The cross was green × red and according to former results (7, p. 20-21) the *F₁* was expected to be violet and the *F₂* segregation 27 violet: 21 green : 9 red: 7 yellow. The 4 *F₁*-plants were all violet-podded. However, one of the *F₂*-groups gave nothing but green and yellow in the ratio 3 : 1, while the other three segregated as expected. The absence of violet and red pods in the *F₂*-group 26-1 was very striking in the field. (Cp. also the summarized *F₂* results in the appendix, p. 255).

Evidently we deal with a mutation. Since the *F₁* plants were *P₁φ₁*, and since in the progeny of one of them no *P₁* individuals were found, this factor must have been lost in the gametes formed by that *F₁* plant.

Factor-relations. The factor-relations in the present cross which have not been mentioned yet, were all studied before, except *P₁-Pl* (cp. the first part of the present paper and 11). The total *F₂* results are given as appendix and therefore no particulars will be treated here, with the exception of *Gp-F* which show linkage and *P₁-Pl* which were not studied before.

Gp-F. 111 : 23 : 16 : 20 ; 131 : 39
 (100) : (34) : (27) : (9); (109) : (61)
 c 3.5

The gametic ratio is 5.0 : 2.0 : 1.5 : 4.5 and the crossing-over is 26.9%

P₁-Pl. 68 : 25 : 19 : 10 ; 78 : 44
 (66) : (27) : (21) : (8); (74) : (48)
 c 0.7

Conclusions. The independence of seed-coat color in the occurrence of black hilum was confirmed. In one of the *F₁*-plants factor *P₁* evi-

dently has been lost by mutation. The relations between the factors in the present cross can be expressed as independence of $A-[Gp, F]-P_1-Pl$, where linked factors are put between brackets.

The linkage $Gp-F$ was also found in a cross about which the first part of this paper reports (p. 230). Gp and F were found to be independent, however, in another cross (11, p. 456).

III. THE ANALYSIS OF SOME SPONTANEOUS CROSSES

In "Pisum-crosses II" (8, p. 353-357) the analysis was given of two spontaneous Pisum-crosses. Data are now available on three more such crosses. Spont. cross III was found among Prof. A. M. SPRENGER's material and kindly handed over to me. Spont crosses IV and V appeared in my own cultures in 1926.

§ 1. *Spontaneous cross III*

In a pure line of "Pois turc à fleur rose" a plant occurred with purple flowers and a normal stem, whereas pink flowers and a fasciated stem are the typical characteristics of the line. In the progeny of the aberrant individual segregation was found to occur in purple, pink and white flowers (9 : 3 : 4) and in normal and fasciated stem (3 : 1). All plants with a colored flower possessed a colored leaf-axil, a colored and violet-stippled seed-coat. Furthermore, among the plants with a colored seed-coat 25 % were non-marbled and about $\frac{1}{8}$ of all plants were non parchment-podded; the original line has marbled seed-coats and parchmented pods. When the occurrence of non-parchmented pods was observed, it was too late to control the ratio thick parchment: thin parchment: no parchment. Fortunately a number of seeds were left and these were sown next year. It then appeared that similar segregations occurred as the year before and that the above mentioned ratio of the three parchment types was 9 : 3 : 4.

Evidently the aberrant individual has been genotypically $Aa Bb \underline{Fa} \underline{fa} Pp Vv Mm$. In this formula $Aa Bb$ represents purple flower-color; the progeny contains 9 purple: 3 pink ($AA bb + Aa bb$) : 4 white ($aa BB + aa Bb + aa bb$). $\underline{Fa} \underline{fa}$ is normal stem, segregating 3 normal: 1 fasciated. $Pp Vv$ is a strongly parchmented pod, segregating 9 strong: 3 thin ($PP vv + Pp vv$): 4 no membrane ($pp VV + pp Vv +$

pp vv). *Mm* at last is a marbled seed-coat, segregating 3 : 1. *B* and *M* are dependent in their action on presence of *A* and so is *V* on presence of *P*. The existence of each separate factor follows from the following segregations:

A. 134 : 47
 (135.75) : (45.25)
 c 0.3

B. 98 : 36
 100.5 : 33.5
 c 0.5

Fa. 141 : 40
 (135.75) : (45.25)
 c 0.9

P. 136 : 45
 (135.75) : (45.25)
 c 0.04

V. 107 : 29
 (102) : (34)
 c 1.0

M. 108 : 26
 (100.5) : (33.5)
 c 1.5

The relations between these six factors were studied before (11); only *B* and *M* were found to be linked. In the present material these factors were found to be independent, but considering that the percentage of crossing-over was found to be about 50% in the other material, it is no wonder that no indications of linkage were obtained. It is not thought of any use to mention the ratios; they follow from the summarizing table in the appendix (p. 256).

As to the fatherplant of the cross we must conclude that it has been *aa BB Fa Fa pp vv mm*, since the mother is *AA bb fa fa PPVV MM*. It is possible that the father belonged to the variety Ramshorn or Corne de Bélier which possesses the above genotype and which was

grown near the *Pois turt à fleur* rose in the year when the cross was supposed to have taken place.

§ 2. *Spontaneous cross IV*

In a pure line of "*Lathyrusbloemige Capucynen*" with pink flowers and green pods, a plant was found with purple flowers and violet pods. In the progeny segregation in purple and pink flowers was observed in the ratio 49 : 31, theoretically (60) : (20) according to 3 : 1 with $c = 2.8$. Among the pods of the progeny not only violet and green were found, but also a reddish color, never observed before by the author. The typical red in "*Pois à cosse rouge*" is the expression of factor P_1 on a yellow ground-color; this factor gives violet on a green ground-color (7, p. 22). The reddish color in the present population, however, is developed on a green ground-color.

The ratio of (violet + reddish) : green was 59 : 21, theoretically (60) : (20) with $c = 0.3$, consequently almost exactly 3 : 1. It turned out, furthermore, that all reddish pods occurred on pink flowering plants. The population consisted namely only of the following four groups:

purple flower, violet	pod	38
purple flower, green	pod	11
pink flower, reddish	pod	21
pink flower, green	pod	10

It follows from these data that the violet-factor P_1 gives violet when the purple-flower factor B is present, but that it gives reddish when B is absent. Of course factor A is supposed to be present since this is a prerequisite for the action of P_1 ; similarly Gp is supposed to be present, since P_1 with gp would give typical red which was not found. The reason why the reddish color did not occur in former crosses, is that B always was present.

The above hypothesis is in agreement with the statement of Miss SVERDRUP (3): "The factor for anthocyanin in the pod will in a green-podded plant give violet or red pods respectively, according to whether the flowers were purple or pink". I am not able to judge whether . . . "in a yellow-podded plant the same factor will always give red pods". But since the red color in pink flowering plants is a distinctly different color from the typical red, it is advisable to use different names and to

indicate the red pod-color in pink flowering forms as "reddish" when it develops on a green ground.

Miss SVERDRUP evidently considers the difference between violet and reddish to be brought about by factor B . This is true. But the difference between violet and red is caused by Gp . Therefore Miss SVERDRUP's misunderstanding of my former results was caused by the fact that she had in mind other material than I described (cp. 9).

Consequently factors B and P_1 have caused the segregation in the present material. As far as the relatively few plants allow to draw conclusions with regard to the interrelation of $B-P_1$, they were found to be independent.

The numbers are:

$$\begin{array}{ll} 38 : 11 : 21 : 10 ; & 48 : 32 \\ (35) : (13) : (24) : (8) ; & (43) : (37) \\ & c. 1.1 \end{array}$$

SVERDRUP (4, p. 233) supposed the existence of a weak linkage between $B-P_1$ and DE WINTON (12) indeed found linkage with 35% crossing-over. Evidently linkage has escaped observation in my material, because the numbers are small and the crossing-over is rather frequent.

Since the "Lathyrusbloemige Capucyner" is $bb p_1 p_1$ the fatherplant of the cross in question must have been $BB P_1 P_1$ and possibly it was a plant of "Pois à cosse violette".

§ 3. *Spontaneous cross v*

"Vlijmsche Krombek" is a variety which develops some wax on the vegetative parts of the plants, especially on the stem. The amount of wax, however, is considerably smaller than in the typical "glaucous" plants. In 1926 one plant in a line of the "Vlijmsche Krombek" was glaucous. The progeny of this plant segregated in glaucous and in the type of the motherplant in the ratio 84 : 31, theoretically according to a 3 : 1-expectation (86.25) : (28.75), c being 0.5.

In a preliminary note on wax in *Pisum* (10) it was shown that "Vlijmsche Krombek", being type 3, must be represented by $Bl Bl W_2^* W_2^* W_1^* W_1^*$, while the glaucous type is $Bl Bl W_2^* W_2^* W_2^* W_2^*$. Consequently the monofactorial segregation in the present cross was brought about by segregation of the pair $W_2^* W_1^*$. It is not

possible to indicate the fatherplant in the present cross, because many of the surrounding types were glaucous.

Only one characteristic has segregated. It might be supposed therefore that mutation has been the cause of the variation. Spontaneous crossing is a more satisfactory explanation, because it is better understood, but the material does not allow to draw definite conclusions.

§ 4. Conclusion

We may conclude that spontaneous crossing is proven to occur in *Pisum*, but that it occurs very infrequently, because only a few cases were found in several years.

IV. SUMMARY

1. In the "pod-color crosses" the relations between the following eight factors were studied:
A : Flowers colored; *a*: white.
Gp: Pods green; *gp*: yellow in the absence of *A* and/or *P*₁.
*P*₁: Pods violet when *A* and *Gp* are also present, red when *A* and *gp* are present.
P : Presence of a membrane in the pod-wall.
V : Thick membrane in the pod-wall, in the presence of *P*.
N : Pod-wall thin; *n*: thick.
*S*_s : Pods straight; *s*_s: curved.
F : Seed-coat violet stippled in the presence of *A*.
2. Evidently *Gp-N-S*_s and *V-S*_s-*N* form linkage-groups. *Gp-N* in the first group and *V-N* in the second group have a percentage of crossing-over of about 50 %. The crossing-over between *Gp-S*_s was found to be more than 50 %, namely 57.9 %, 66.6 % and 67.5 % in different cases. The objection against combining the two groups into one group *Gp-N-S*_s-*V* is that *Gp-V* did not show any linkage.
3. *Gp* and *F* are linked. Since *V*, *N* and *S*_s do not show linkage with *F*, the relation of *F* to these factors remains an open question.
4. In deciding whether three factors belong to one group, the calculation of interference was very helpful.

5. Some indications were obtained that the variability in the percentage of crossing-over may be due to environmental conditions and to the genotype of the parents of the cross. It is supposed that genotypical conditions may influence crossing-over in only a part of a chromosome.
6. The other relations, not yet mentioned, were all found to be independent.
7. The theory that the factor *Pl* for black hilum is independent in its action of *A* was confirmed in the cross *aa Pl Pl* \times *AA pl pl*. In this cross independence of *A*-[*Gp*, *F*]-*P*₁-*Pl* was found, *Gp* and *F* being linked.
8. In one of the F₂-groups of the cross, mentioned sub 7, a mutation of *P*₁ into *p*₁ was observed.
9. Three variations occurring in pure lines were shown to have been caused by spontaneous crossing. One of them, however, might just as well have been caused by mutation which cannot be decided from the material at hand.
10. In Spont. cross IV factor *P*₁ which was formerly considered to give violet pod-color with *A* and *Gp*, red pod-color with *A* and *gp*, was found to give a reddish color when *B* is absent. *B* in itself, as is well known, gives purple flower-color in the presence of *A*.

Wageningen, February 22nd, 1928

LITERATURE CITED

- (1) CLAUSEN, J.: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. (*Hereditas* 8, 1926: 1-156).
- (2) KAJANUS, BIRGER: Genetische Studien an *Pisum*. (*Zsch. Pfl. Zücht.* 9, 1923: 1-22).
- (3) SVERDRUP, ASLAUG: *Pisum* Crosses — A correction. (*Genetica* 7, 1925: 323-324).
- (4) SVERDRUP, ASLAUG: Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. (*Journ. Gen.* 17, 1927: 221-251).
- (5) TEDIN, HANS and OLOF, and S. J. WELLENSIEK: Note on the symbolization of flower-colour factors in *Pisum*. (*Genetica* 7, 1925: 533-535).

- (6) WELLENSIEK, S. J.: Genetic Monograph on Pisum. (Bibliographia Genetica 2, 1925: 343-476).
- (7) WELLENSIEK, S. J.: Pisum-Crosses I. (Genetica 7, 1925: 1-64).
- (8) WELLENSIEK, S. J.: Pisum-Crosses II. (Genetica 7, 1925: 337-364).
- (9) WELLENSIEK, S. J.: Pisum-Crosses — An answer to Miss SVERDRUP'S Correction. (Genetica 9, 1927: 237-238).
- (10) WELLENSIEK, S. J.: Preliminary Note on the genetics of wax in Pisum. (Amer. Naturalist 62, 1928: 94-96).
- (11) WELLENSIEK, S. J.: Linkage-studies in Pisum I. (Genetica 9, 1927: 443-464).
- (12) WINTON, DOROTHEA DE: Further linkage work in Pisum sativum and Primula sinensis. (Zschr. ind. Abst. u. Vererb. L. 46, 1927: 67. abstr.).

APPENDIX: SUMMARIZED TOTAL RESULTS OF F_2 'S AND BACK-CROSSES

In this appendix the F_2 results of crosses 12, 13, 14, 27, 26, of back-crosses 12a and 12b and of spontaneous cross III will be summarized. To save space the F_2 of cross 12 and the back-crosses 12a and 12b are put in one table. The classes for the F_2 which did not occur in the back-crosses, are left open in the respective columns.

With regard to the table of cross 26 it is remarked that the mutation of P_1 into p_1 in 26-1 (cp. p. 243) makes this group valueless for all those relations involving P_1 . Therefore in the last column of the table the sum of 26-2, 26-3 and 26-4 is given which numbers should be used in calculating the relations with P_1 as well as the segregation $P_1 : p_1$.

CROSS 12: $a p_1 v n s_s F \times A P_1 V N S_s f$ BACK-CROSS 12a: $Aa P_1 p_1 Vv Nn S_s s_s \times aa p_1 p_1 vv nn s_s s_s$ BACK-CROSS 12b: $aa p_1 p_1 vv nn s_s s_s \times Aa P_1 p_1 Vv Nn S_s s_s$

Phenotype	class	total F_2	F_2 -groups		back-crosses	
			12-6	12-7	12a	12b
$A P_1 V N S_s F$	1	44	30	14	39	22
----- $S_s f$	2	21	14	7		
----- $s_s F$	3	3	1	2	3	3
----- $s_s f$	4	0	0	0		
$A P_1 V n S_s F$	5	5	4	1	19	4
----- $S_s f$	6	2	1	1		
----- $s_s F$	7	6	4	2	18	21
----- $s_s f$	8	4	3	1		
$A P_1 v N S_s F$	9	13	7	6	19	21
----- $S_s f$	10	5	2	3		
----- $s_s F$	11	2	1	1	4	3
----- $s_s f$	12	1	1	0		
$A P_1 v n S_s F$	13	0	0	0	2	2
----- $S_s f$	14	0	0	0		
----- $s_s F$	15	6	4	2	19	28
----- $s_s f$	16	1	1	0		
$A p_1 V N S_s F$	17	14	4	10	24	15
----- $S_s f$	18	2	1	1		
----- $s_s F$	19	2	1	1	2	4
----- $s_s f$	20	0	0	0		
$A p_1 V n S_s F$	21	0	0	0	0	0
----- $S_s f$	22	0	0	0		
----- $s_s F$	23	1	1	0	25	13
----- $s_s f$	24	2	1	1		
$A p_1 v N S_s F$	25	4	3	1	29	14
----- $S_s f$	26	1	1	0		
----- $s_s F$	27	0	0	0	5	4
----- $s_s f$	28	1	0	1		
$A p_1 v n S_s F$	29	0	0	0	0	0
----- $S_s f$	30	0	0	0		
----- $s_s F$	31	2	1	1	21	18
----- $s_s f$	32	0	0	0		
$a P_1 V N S_s F$	33	26	18	8	65	53
----- $p_1 V N s_s f$	34	2	1	1	3	3
----- $V n S_s$	35	6	4	2	12	6
----- $V n s_s$	36	1	1	0	47	38
----- $v N S_s$	37	5	2	3	53	36
----- $v N s_s$	38	0	0	0	9	8
----- $v n S_s$	39	1	0	1	5	2
----- $v n s_s$	40	1	1	0	58	45
total		184	113	71	481	363

CROSS 13: $a p_1 p F \times A P_1 P f$

Phenotype	class	total	F ₂ -groups	
			13-6	13-7
$A P_1 P F$	1	32	12	20
— $P f$	2	13	5	8
— $p F$	3	15	4	11
— $p f$	4	5	2	3
$A p_1 P F$	5	16	7	9
— $P f$	6	3	3	0
— $p F$	7	5	3	2
— $p f$	8	2	1	1
$a P_1 P F$	9	26	8	18
$a p_1 P f$				
$a P_1 p F$	10	9	5	4
$a p_1 p f$				
total		126	50	76

CROSS 14: $a \text{ } \underline{Gp} \text{ } p_1 \text{ } v \text{ } n \text{ } s_s \text{ } F \times A \text{ } \underline{gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } f$

Phenotype	class	total	F ₂ -groups		Phenotype	class	total	F ₂ -groups	
			14-7	14-8				14-7	14-8
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	1	43	28	15	$A \text{ } \underline{gp} \text{ } P_1 \text{ } v \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	41	1	1	0
$\text{ } S_s \text{ } f$	2	12	7	5	$\text{ } S_s \text{ } f$	42	2	2	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	3	2	2	0	$\text{ } s_s \text{ } F$	43	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	4	1	1	0	$\text{ } s_s \text{ } f$	44	1	1	0
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	5	7	4	3	$A \text{ } \underline{gp} \text{ } P_1 \text{ } v \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	45	1	0	1
$\text{ } S_s \text{ } f$	6	3	0	3	$\text{ } S_s \text{ } f$	46	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	7	8	7	1	$\text{ } s_s \text{ } F$	47	1	0	1
$\text{ } s_s \text{ } f$	8	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } f$	48	1	0	1
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } P_1 \text{ } v \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	9	13	9	4	$A \text{ } \underline{gp} \text{ } p_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	49	0	0	0
$\text{ } S_s \text{ } f$	10	2	2	0	$\text{ } S_s \text{ } f$	50	3	1	2
$\text{ } s_s \text{ } F$	11	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } F$	51	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	12	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } f$	52	0	0	0
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } P_1 \text{ } v \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	13	2	0	2	$A \text{ } \underline{gp} \text{ } p_1 \text{ } V \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	53	0	0	0
$\text{ } S_s \text{ } f$	14	1	0	1	$\text{ } S_s \text{ } f$	54	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	15	5	4	1	$\text{ } s_s \text{ } F$	55	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	16	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } f$	56	2	1	1
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } p_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	17	11	3	8	$A \text{ } \underline{gp} \text{ } p_1 \text{ } v \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	57	0	0	0
$\text{ } S_s \text{ } f$	18	4	3	1	$\text{ } S_s \text{ } f$	58	1	1	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	19	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } F$	59	1	1	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	20	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } f$	60	0	0	0
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } p_1 \text{ } V \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	21	1	0	1	$A \text{ } \underline{gp} \text{ } p_1 \text{ } v \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	61	0	0	0
$\text{ } S_s \text{ } f$	22	0	0	0	$\text{ } S_s \text{ } f$	62	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	23	4	3	1	$\text{ } s_s \text{ } F$	63	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	24	0	0	0	$\text{ } s_s \text{ } f$	64	2	2	0
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } p_1 \text{ } v \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	25	7	5	2	$a \text{ } \underline{Gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } f$	65	19	12	7
$\text{ } S_s \text{ } f$	26	2	1	1	$\text{ } V \text{ } N \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	66	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	27	1	1	0	$\text{ } V \text{ } n \text{ } S_s \text{ } \text{---}$	67	10	4	6
$\text{ } s_s \text{ } f$	28	0	0	0	$\text{ } V \text{ } n \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	68	2	1	1
$A \text{ } \underline{Gp} \text{ } p_1 \text{ } v \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	29	1	1	0	$\text{ } v \text{ } N \text{ } S_s \text{ } \text{---}$	69	9	6	3
$\text{ } S_s \text{ } f$	30	0	0	0	$\text{ } v \text{ } N \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	70	1	0	1
$\text{ } s_s \text{ } F$	31	2	2	0	$\text{ } v \text{ } n \text{ } S_s \text{ } \text{---}$	71	1	1	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	32	1	1	0	$\text{ } v \text{ } n \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	72	3	2	1
$A \text{ } \underline{gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } F$	33	9	5	4	$a \text{ } \underline{gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } N \text{ } S_s \text{ } f$	73	6	4	2
$\text{ } S_s \text{ } f$	34	8	2	6	$\text{ } V \text{ } N \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	74	1	1	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	35	2	1	1	$\text{ } V \text{ } n \text{ } S_s \text{ } \text{---}$	75	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	36	4	4	0	$\text{ } V \text{ } n \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	76	5	2	3
$A \text{ } \underline{gp} \text{ } P_1 \text{ } V \text{ } n \text{ } S_s \text{ } F$	37	2	1	1	$\text{ } v \text{ } N \text{ } S_s \text{ } \text{---}$	77	4	3	1
$\text{ } S_s \text{ } f$	38	0	0	0	$\text{ } v \text{ } N \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	78	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } F$	39	3	2	1	$\text{ } v \text{ } n \text{ } S_s \text{ } \text{---}$	79	0	0	0
$\text{ } s_s \text{ } f$	40	3	0	3	$\text{ } v \text{ } n \text{ } s_s \text{ } \text{---}$	80	1	0	1
				*	total	242	145	97	

CROSS 27: $gp\ p\ V\ N\ S_s \times Gp\ P\ v\ n\ s_s$

Phenotype	class	total	F ₂ groups									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$Gp\ P\ V\ N\ S_s$	1	106	9	3	5	18	7	9	5	21	11	18
— $N\ S_s$	2	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
— $n\ S_s$	3	11	0	0	0	1	1	1	1	1	1	5
— $n\ s_s$	4	24	1	2	2	1	1	3	0	4	2	8
$Gp\ P\ v\ N\ S_s$	5	28	0	2	4	4	4	3	5	2	2	2
— $N\ S_s$	6	3	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
— $n\ S_s$	7	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
— $n\ s_s$	8	11	0	0	0	2	0	1	1	2	3	2
$Gp\ p\ V\ N\ S_s$	9	35	1	3	0	4	9	3	2	6	2	5
— $N\ S_s$	10	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
— $n\ S_s$	11	3	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
— $n\ s_s$	12	12	0	0	1	4	0	0	0	3	1	3
$gp\ P\ V\ N\ S_s$	13	27	1	2	2	3	1	3	5	6	1	3
— $N\ S_s$	14	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
— $n\ S_s$	15	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
— $n\ s_s$	16	9	1	0	0	1	1	2	1	2	0	1
$gp\ P\ v\ N\ S_s$	17	9	0	0	2	2	0	0	0	1	0	4
— $N\ S_s$	18	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
— $n\ S_s$	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
— $n\ s_s$	20	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
$gp\ p\ V\ N\ S_s$	21	11	1	1	0	1	1	4	1	1	1	0
— $N\ S_s$	22	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
— $n\ S_s$	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
— $n\ s_s$	24	8	0	1	0	4	1	1	1	0	0	0
total	312		14	17	19	47	27	33	23	50	27	55

CROSS 26: $a \underline{Gp} \underline{p_1} Pl F \times A \underline{gp} \underline{P_1} \underline{pl} f$

Phenotype	class	total	F ₂ -groups				Sum groups 2, 3 and 4
			26-1	26-2	26-3	26-4	
$A \underline{Gp} \underline{P_1} Pl F$	1	43	0	8	14	21	
----- $Pl f$	2	13	0	3	3	7	
----- $pl F$	3	18	0	8	4	6	
----- $pl f$	4	3	0	1	1	1	
$A \underline{Gp} \underline{p_1} Pl F$	5	35	23	3	2	7	12
----- $Pl f$	6	5	3	0	2	0	2
----- $pl F$	7	15	8	4	1	2	7
----- $pl f$	8	2	1	1	0	0	1
$A \underline{gp} \underline{P_1} Pl F$	9	5	0	0	0	5	
----- $Pl f$	10	7	0	0	4	3	
----- $pl F$	11	2	0	2	0	0	
----- $pl f$	12	2	0	0	2	0	
$A \underline{gp} \underline{p_1} Pl F$	13	8	7	0	1	0	1
----- $Pl f$	14	9	5	0	3	1	4
----- $pl F$	15	1	0	0	1	0	1
----- $pl f$	16	2	1	0	0	1	1
$a \underline{Gp} \underline{P_1} Pl F$	17	28	9	8	5	6	
----- $pl f$	18	12	3	1	3	5	
$a \underline{gp} \underline{P_1} Pl F$	19	18	6	4	4	4	
----- $pl f$	20	6	1	0	2	3	
total		234	67	43	52	72	

SPONTANEOUS CROSS III: $A b \underline{fa} P V M \times a B \underline{Fa} p v m$

Phenotype	class	number	Phenotype	class	number
$A B \underline{Fa} P V M$	1	38	$A b \underline{fa} P V M$	19	5
_____ $V m$	2	8	_____ $V m$	20	2
_____ $v M$	3	10	_____ $v M$	21	0
_____ $v m$	4	4	_____ $v m$	22	0
$A B \underline{Fa} p \overset{V}{v} M$	5	17	$A b \underline{fa} p \overset{V}{v} M$	23	2
_____ m	6	4	_____ m	24	1
$A B \underline{fa} P V M$	7	7	$a \overset{B}{b} \underline{Fa} P V M$	25	18
_____ $V m$	8	3	_____ $v m$	26	7
_____ $v M$	9	2	$a \overset{B}{b} \underline{Fa} p \overset{V}{v} M$	27	9
_____ $v m$	10	0	$a \overset{B}{b} \underline{fa} P V M$	28	8
$A B \underline{fa} p \overset{V}{v} M$	11	5	_____ $v m$	29	2
_____ m	12	0	$a \overset{B}{b} \underline{fa} p \overset{V}{v} M$	30	3
$A b \underline{Fa} P V M$	13	15			
_____ $V m$	14	3			
_____ $v M$	15	3			
_____ $v m$	16	1			
$A b \underline{Fa} p \overset{V}{v} M$	17	4			
_____ m	18	0			
				total	181

MENDELIAN FACTORS IN DATURA III

SEPARATE FACTORS FOR CERTATION AND THEIR
DIFFERENTIAL VALUE

by

M. J. SIRKS

Instituut voor plantenveredeling. Wageningen (Holland)

(1) In two earlier papers (1926 a and b) I have furnished proof of the existence of certation (differential pollentube-growth) in *Datura*, causing some deviations from the theoretical proportions in segregating families. Pollentubes, carrying the P-factor for purple flowercolour and purple stemcolour, were retarded in their growth through the style, while the recessive p-pollentubes seemed to be favoured. With regard to the S-factor for spiny fruits, it was just the reverse; S-pollentubes grew more rapidly than those lacking this factor. Some exceptions to this rule however were observed: the family 1922.467 (1926a, p. 496) had a rather normal distribution of the four phenotypical groups, in which even the PS- and the Ps-groups showed a small surplus in stead of a deficit, while in both groups pS and ps an unexpected deficit was obtained. In the other paper a table was given (1926b, p. 521; families grown in 1924) in which the group e, containing all plants with green centre, purple stems and spiny fruits (bPS), produced a rather important surplus while a deficit was expected, and group h (green centre, green stems and smooth fruits, bps) which ought to show a deficit, contained exactly the theoretically expected number of individuals. Moreover in these families the percentages of deficit of the BPs- and bPs-groups were more important than those found in the analogous families, grown in 1925. These exceptions could not be explained then, and therefore a series of experiments were planned, which possibly might enable me to detect the cause of this exceptional behaviour.

First the seeds produced by 16 plants, belonging to 3 different

Genetica XI.

phenotypes among the family 1922.467, and harvested in 1922 were sown in the spring of 1925, while their offspring was studied in the years 1926 and 1927. The results of these cultures are treated in the second paragraph of this paper.

Moreover some monohybrid crosses were made in 1924 and 1925 with individuals of the same origin as those which had been used in the previous experiments. Four types of crosses were made, producing four types of F_1 -individuals:

- I. *Datura Tatula* (PPSS) \times *D. Stramonium* (ppSS). F_1 PpSS.
- II. *Datura Tatula* (PPSS) \times *D. laevis* (PPss). F_1 PPss.
- III. *Datura Stramonium* (ppSS) \times *D. inermis* (ppss). F_1 ppSs.
- IV. *Datura laevis* (PPss) \times *D. inermis* (ppss). F_1 Ppss.

All F_1 -individuals grown in 1925 and in 1926 showed in their heterozygous condition the full dominance of the P-, resp. the S-factor. A total of 27 crosses was made, from each of which two F_1 -individuals were selected for selfing and thus 54 F_2 -families were produced. Much value was attached to a great number of individuals in these F_2 -families, so that each of them contained about 150 plants. The results of these experiments are given in the third paragraph.

It may be of some importance to add here, that each of these progenies resulted from one fruit only, out of a lot which were formed on the same days, so that the influence of external or seasonal conditions was excluded as much as possible.

(2) The germination of the seeds harvested in 1922 and sown in 1925 was rather favourable, though somewhat less than of fresh seeds. The results of the 16 families, descending from 16 plants in 1922, are tabulated in table I; from the 8 PS-plants, two gave a progeny of PS-individuals only, so that they could be regarded as homozygous, two others segregated into PS and pS groups, one only into PS and Ps, while the remaining three families consisted of the four types PS, Ps, pS and ps; among the 5 families, which formed the progeny of Ps-plants, two were uniformly Ps, while three of them segregated into Ps and ps; and one of the pS-plants turned out to be homozygous, two other however segregated into pS and ps. The proportions of P-individuals versus white-flowered ones showed the same results as the 1922-family did; P-plants were counted in a rather important surplus ($P : p = 3.9 : 1$ and $4.5 : 1$), so that

the same exceptional behaviour of the pollentubes was observed. With regard to the S-factor, no exceptions could be found; the excess of S-plants as observed regularly in the earlier studies, here again appeared.

It seemed therefore to be of some interest to continue the studies on a more extensive scale; among four of the monohybrid P-p-families in these 1925-cultures twenty plants were isolated and their offspring grown in 1926. Of course a number of these 80 families showed their homozygous nature; for this reason 6, 7, 7 and 6 families are omitted from the summarizing table II. In the great majority of these families the dominant P-plants were present in a number highly exceeding the theoretical 3 : 1-proportion; the exceptional behaviour of the 1925-parents thus being repeated by most of their descendants. Five families however were found to show the reverse character; in these the numbers of recessive white-flowering plants were much higher than the expected 25 %. Here the proportions P : p varied between 17 : 1 and 2.3 : 1; the same result which had been observed in the earlier cultures. *It could therefore be concluded that the differential pollentube-growth or certation was not caused by the P-p-allelomorphs as such, but by a separate factor, which is linked to the P-factor.* In the original strain this accelerating factor for pollentube-growth was linked to the recessive factor for white flowers; after crossing-over the exceptional 1922-case was produced and thus the P-pollentubes were accelerated. The cultures in 1925 then retained this combination of factors. In this year again some crossing-over took place, which produced the five families, in which the white-flowered plants showed a surplus.

Further cultures were made in 1927 to obtain full corroboration of this conclusion: offspring was grown from 20 plants out of each of the five exceptional 1926-families and these hundred 1927-families (Table III) when segregating, produced in most cases the same surplus of white-flowering individuals, while four of the 67 segregating families gave a surplus of dominant plants, thus showing, that they had been derived from cross-over-individuals.

Proof was therefore obtained of the conclusion expressed above: differential pollentube-growth is caused by a separate factor, which is linked to the P-p-allelomorphs. In the mean time an analogous result was found in the case of smooth versus wrinkled peas; here again

the certation between pollentubes of different genotypic constitution is caused by a separate factor for certation (cf. SIRKS, 1928).

(3) In the above cultures the proportion of dominant versus recessive individuals $x : 1$ is not always quite the same. In the cases of a surplus of P-dominants the proportions varied between $3.2 : 1$ and $5.5 : 1$; in those of a surplus of recessives between $1.4 : 1$ and $2.5 : 1$. Although these variations are not very considerable, they may be of some importance as is shown by the other series of experiments, which now may be discussed.

As mentioned above, in 1924 and in 1925 the number of 27 monohybrid crosses was made, from which 54 F_2 -families were obtained. The majority of these crosses showed no remarkable deviations from the theoretical $3 : 1$ -proportions; in five of them however some peculiar phenomena could be observed. Three crosses belonged to the type II *Datura Tatula* PPSS \times *D. laevis* PPss; the other two were of the type III *Datura Stramonium* ppSS \times *D. inermis* ppss. In all these crosses the S-factor is heterozygous, while the flower-colour is homozygous either dominant or recessive. The results of these segregations have been tabulated in tables V and VI.

Cross A was a 1924-PPSS \times PPss-cross, which gave in F_1 38 plants, uniformly with spiny fruits. Two F_2 -families were grown, in both of which the frequency of spiny plants showed an important excess ($4.6 : 1$ and $4.1 : 1$). This behaviour was followed by the nine segregating F_3 -families, which were grown; the proportions $S : s$ varied between $3.9 : 1$ and $4.6 : 1$.

In the other cross (B) made in 1924 between other individuals from the same strains, the excess of spiny plants in F_2 was of a much lower value; one of the F_2 -families segregated according to $3.7 : 1$ and produced five F_3 families which showed the proportions $3.2 : 1$, $3.3 : 1$, $3.3 : 1$, $3.4 : 1$, and $3.7 : 1$. The other F_2 -family behaved quite as might be theoretically expected $2.9 : 1$ and its 6 F_3 's also: $2.8 : 1$, $2.9 : 1$, $3.0 : 1$, $3.1 : 1$, $3.2 : 1$ and $3.3 : 1$. These F_2 -families were derived from F_1 -sisterplants, originating from the same cross.

Most important however is the cross D between ppSS and ppss, as one of the F_2 -families, which segregated according to $4.2 : 1$, produced 6 F_3 -families with about the same behaviour ($3.8 : 1$, $3.9 : 1$, $4.0 : 1$, $4.1 : 1$, $4.3 : 1$ and $4.4 : 1$), while its sister- F_2 -family segregated in the

proportion 4.7 : 1 and produced 5 highly different F_3 's (2.5 : 1, 2.9 : 1, 3.0 : 1, 3.8 : 1, and 4.4 : 1).

Comparing the various results in these experiments, summarized in tables V and VI, one is inclined to conclude, that the factor which causes the differential pollentube-growth and which is linked to the factor for spiny fruits, may have different values or intensities; that these differential values are inherited and in most cases are rather stable, in some exceptional cases however other values may be produced. But it is also possible, that the strains, used in these experiments, differ in the number of multiple factors for certation, and that it is this difference which is the cause of the various intensities of pollentube-growth.

Further studies are necessary to prove the correctness of one or the other of these suggestions. The work will be carried on in order to obtain more detailed information on this differential value.

LITERATURE CITED

- SIRKS, M. J. 1926 a. Mendelian factors in *Datura*. I. Certation. (*Genetica* VIII. 1926. p. 485—500).
SIRKS, M. J., 1926 b. Mendelian factors in *Datura*. II. The Bronze factor. (*Genetica* VIII. 1926. p. 518—524).
SIRKS, M. J., 1928. Zertationsversuche mit Erbsen. (*Recueil Travaux botaniques néerlandais*. XXVa. De Vries-volume. p. 386—394).

TABLES

TABLE I. Cultures of 1925.

Phenotype of parent	Genotype of parent	Family	Number of seeds sown	Number of full-grown plants	PS	P _s	pS	p _s	
PS	PpSs	1922 467	159	73	43	16	13	1	P : p = 4.2 : 1 S : s = 3.3 : 1
PS	PPSS	1925 321	127	38	38	—	—	—	} P : p = 70 : 18 = 3.9 : 1 S : s = 28 : 8 = 3.5 : 1
		325	189	27	27	—	—	—	
	PpSS	323	166	41	32	—	9	—	
		324	219	47	38	—	9	—	
	PPSs	320	181	36	28	8	—	—	} P : p = 103 : 23 = 4.5 : 1 S : s = 97 : 29 = 3.4 : 1
	PpSs	322	204	53	32	10	8	3	
		326	227	43	27	8	6	2	
		327	138	30	20	5	3	1	
Ps	PPs _s	328	229	47	—	47	—	—	} P : p = 94 : 21 = 3.9 : 1
		330	206	56	—	56	—	—	
	Pps _s	329	185	41	—	34	—	7	
		331	172	35	—	28	—	7	
		332	198	42	—	32	—	10	
pS	ppSS	334	167	35	—	—	35	—	} S : s = 79 : 22 = 3.6 : 1
	ppS _s	333	145	40	—	—	31	9	
		335	213	61	—	—	48	13	

TABLE II. P-p segregations in 1926.

Pheno- type of parent	Geno- type of parent	Parent	Family	Num- ber of seeds sown	Num- ber of full- grown plants	PS	P _s	pS	ps	P . p
PS	PpSS	1925 323.1	1926 5	328	117	90	--	27	-	3.3 : 1
		2	6	296	131	105	--	26	--	4.0 : 1
		5	9	312	152	123	-	29	--	4.2 : 1
		6	10	335	109	87	-	22	--	3.9 : 1
		7	11	286	83	66	-	17	--	3.9 : 1
		8	12	308	111	87	-	24	--	3.6 : 1
		10	14	341	123	96	-	27	--	3.6 : 1
		12	16	267	102	83	-	19	--	4.4 : 1
		13	17	315	95	77	--	18	--	4.3 : 1
		14	18	337	136	(92	--	44	-	2.1 : 1)
		16	20	318	113	88	--	25	--	3.5 : 1
		18	22	283	127	98	-	29	--	3.4 : 1
		19	23	320	88	70	-	18	-	3.9 : 1
		20	24	329	134	106	-	28	--	3.8 : 1
		324.2	26	276	107	84	-	23	--	3.7 : 1
		3	27	305	134	108	--	26	--	4.1 : 1
		4	28	281	106	85	-	21	-	4.0 : 1
		5	29	294	113	87	-	26	--	3.3 : 1
		8	32	331	117	(79	--	38	--	2.1 : 1)
		9	33	309	124	100	--	24	-	4.2 : 1
		10	34	275	98	80	-	18	-	4.4 : 1
		11	35	312	105	83	--	22	--	3.8 : 1
		12	36	325	131	101	--	30	--	3.4 : 1
		13	37	301	113	92	--	21	--	4.4 : 1
		14	38	284	101	82	--	19	--	4.3 : 1
		18	42	318	34	77	--	17	--	4.5 : 1
		19	43	327	115	91	--	24	--	3.8 : 1
	Ppss	329.1	45	248	117	--	92	--	25	3.7 : 1
		3	47	279	122	--	98	-	24	4.1 : 1
		4	48	263	119	--	97	--	22	4.4 : 1
		5	49	312	131	--	101	--	30	3.4 : 1
		7	51	307	98	--	79	--	19	4.2 : 1
		8	52	274	114	--	87	--	27	3.2 : 1
		11	55	298	92	--	72	--	20	3.6 : 1
		12	56	314	89	--	74	--	15	4.9 : 1
		14	58	338	113	(--	75	--	38	2.0 : 1)
		17	61	329	94	--	76	--	18	4.2 : 1
		18	62	275	127	--	99	--	28	3.6 : 1
		19	63	319	108	(--	68	--	40	1.7 : 1)
		20	64	298	87	--	70	--	17	4.1 : 1
		332.1	65	265	111	--	87	--	24	3.6 : 1
		2	66	288	65	--	51	--	14	3.6 : 1
		3	67	315	123	--	97	--	26	3.7 : 1
		4	68	327	137	--	109	--	28	3.9 : 1
		7	71	301	109	--	88	-	21	4.2 : 1
		9	73	277	112	(--	78	--	34	2.3 : 1)
		10	74	321	84	--	79	--	15	5.3 : 1
		14	78	269	81	--	64	--	17	3.8 : 1
		15	79	314	99	--	81	--	18	4.5 : 1
		16	80	338	131	--	102	--	29	3.5 : 1
		17	81	306	127	--	103	--	24	4.3 : 1
		18	82	315	124	--	105	--	19	5.5 : 1
		19	83	241	80	--	65	--	15	4.8 : 1
		20	84	325	99	--	81	--	18	4.5 : 1

P 1176 : 309
-- 3.8 : 1
... crossover?

... crossover?
P . p 1070 :
271 3.9 : 1

P . p = 945 :
245 = 3.9 : 1
... crossover?

... crossover?

... crossover?
P . p = 1112 :
268 = 4.1 : 1

TABLE III. P-p- segregations in the offspring from crossovers.

Pheno- type of parent	Geno- type of parent	Parent	Family	Num- ber of seeds sown	Num- ber of full- grown plants	PS	P _s	pS	ps	P : p
PS	PpSS	1926	1927							
		18.1	1	295	105	74	—	31	—	2.4 : 1
		3	3	312	91	59	—	32	—	1.8 : 1
		4	4	265	83	57	—	26	—	2.2 : 1
		7	7	334	116	76	—	40	—	1.9 : 1
		8	8	341	129	90	—	39	—	2.3 : 1
		9	9	308	134	(708)	—	26	—	4.7 : 1
		10	10	299	108	67	—	41	—	1.6 : 1
		11	11	325	119	81	—	38	—	2.1 : 1
		12	12	268	94	64	—	30	—	2.1 : 1
		14	14	321	92	(74)	—	18	—	4.7 : 1
		17	17	306	129	85	—	44	—	1.9 : 1
		18	18	284	134	88	—	46	—	1.9 : 1
		32.2	22	315	142	92	—	50	—	1.8 : 1
		3	23	275	102	67	—	35	—	1.9 : 1
		5	25	263	85	56	—	29	—	1.9 : 1
		6	26	314	109	75	—	34	—	2.2 : 1
		8	28	301	124	82	—	42	—	1.9 : 1
		9	29	259	74	49	—	25	—	2.0 : 1
		P _s	PPss	58.1	41	241	107	—	73	—
2	42			289	113	—	77	—	36	2.1 : 1
3	43			325	98	—	67	—	31	2.1 : 1
6	46			269	119	—	78	—	41	1.9 : 1
7	47			317	126	—	83	—	43	1.9 : 1
9	49			306	135	—	91	—	44	2.1 : 1
10	50			294	106	(—)	86	—	26	4.7 : 1
11	51			319	99	—	67	—	32	2.1 : 1
13	53			278	73	—	48	—	25	1.9 : 1
14	54			315	100	—	65	—	35	1.8 : 1
15	55			341	138	—	91	—	47	1.9 : 1
18	58			326	152	—	103	—	49	2.1 : 1
19	59			295	109	—	72	—	37	2.0 : 1
63.1	61			317	94	—	54	—	40	1.4 : 1
2	62			306	117	—	75	—	42	1.8 : 1
3	63			273	114	—	75	—	39	1.9 : 1
4	64			314	128	—	81	—	47	1.7 : 1
6	66			331	134	—	89	—	45	1.9 : 1
7	67			327	106	—	68	—	38	1.8 : 1
8	68			288	124	—	82	—	42	2.0 : 1
12	72	324	138	—	88	—	50	1.8 : 1		
13	73	331	164	—	108	—	56	1.9 : 1		
14	74	259	125	—	83	—	42	2.0 : 1		
16	76	282	133	—	87	—	46	1.9 : 1		
17	77	293	86	—	56	—	30	1.9 : 1		
18	78	316	105	—	71	—	34	2.1 : 1		
20	80	326	127	—	84	—	43	1.9 : 1		
73.2	82	289	101	—	72	—	29	2.5 : 1		
3	83	317	124	—	86	—	38	2.2 : 1		
5	85	268	87	—	60	—	27	2.2 : 1		
6	86	324	113	—	75	—	38	2.0 : 1		
7	87	313	174	—	119	—	55	2.2 : 1		
8	88	309	138	—	87	—	46	1.9 : 1		
9	89	336	118	(—)	97	—	27	4.6 : 1		
12	92	259	96	—	65	—	31	2.1 : 1		
13	93	293	109	—	76	—	33	2.8 : 1		
15	95	281	77	—	54	—	23	2.3 : 1		
16	96	325	96	—	67	—	31	2.1 : 1		
17	97	264	111	—	79	—	32	2.5 : 1		
18	98	308	124	—	86	—	38	2.3 : 1		
19	99	319	129	—	87	—	42	2.1 : 1		
									... crossover	
									P : p = 740 : 367 = 2.0 : 1	
									... crossover	
									P : p = 1084 : 538 = 2.0 : 1	
									P : p = 915 : 454 = 2.0 : 1	
									P : p = 1101 : 594 = 1.8 : 1	
									P : p = 1013 : 463 = 2.2 : 1	
									... crossover	

TABLE V. Crosses between SS and ss.

Parent	Family	Gene- ration	Num- ber of seeds sown	Num- ber of full- grown plants	S	s	S s
<i>Cross A.</i>							
PS × Ps	1925.336	1	80	38	38	—	
1925.336.1	1926.85	2	238	146	120	26	4.6 : 1
1926.85.1	1927.101	3	301	157	125	32	3.9 : 1
2	102	3	352	149	119	30	4.0 : 1
4	104	3	316	152	123	29	4.2 : 1
6	106	3	347	148	120	28	4.3 : 1
PS × Ps	1925.336	1	80	38	38	—	
1925.336.2	1926.86	2	314	152	122	30	4.1 : 1
1926.86.1	1927.107	2	356	141	116	25	4.6 : 1
3	109	3	325	149	120	29	4.1 : 1
5	111	3	330	153	125	28	4.5 : 1
6	112	3	312	154	124	30	4.1 : 1
7	113	3	293	131	107	24	4.5 : 1
<i>Cross B.</i>							
PS × Ps	1925.337	1	80	32	32	—	
1925.337.1	1926.87	2	298	146	115	31	3.7 : 1
1926.87.2	1927.115	3	317	152	117	35	3.3 : 1
3	116	3	328	149	115	34	3.4 : 1
5	118	3	305	156	119	37	3.2 : 1
6	119	3	319	141	111	30	3.7 : 1
8	121	3	327	129	99	30	3.3 : 1
PS × Ps	1925.337	1	80	32	32	—	
1925.337.2	1926.88	2	315	150	111	39	2.9 : 1
1926.88.2	1927.123	3	276	152	113	39	2.9 : 1
3	124	3	318	146	112	34	3.3 : 1
5	126	3	284	153	110	43	2.8 : 1
7	128	3	299	147	111	36	3.1 : 1
8	129	3	338	163	122	41	3.0 : 1
9	130	3	326	139	106	33	3.2 : 1
<i>Cross C.</i>							
PS × Ps	1926.91	1	80	46	46	—	
1926.91.1	1927.148	2	318	146	119	27	4.4 : 1
2	149	2	295	151	120	31	3.9 : 1
<i>Cross D.</i>							
pS × ps	1925.338	1	80	52	52	—	
1925.338.1	1926.89	2	321	152	123	29	4.2 : 1
1926.89.1	1927.131	3	307	150	120	30	4.0 : 1
3	133	3	276	148	120	28	4.3 : 1
4	134	3	304	149	118	31	3.8 : 1
5	135	3	312	156	127	29	4.4 : 1
7	137	3	334	147	117	30	3.9 : 1
8	138	3	309	159	128	31	4.1 : 1
pS × ps	1925.338	1	80	52	52	—	
1925.338.2	1926.90	2	315	149	123	26	4.7 : 1
1926.90.2	1927.140	3	327	157	128	29	4.4 : 1
3	141	3	306	156	116	40	2.9 : 1
5	143	3	264	150	107	43	2.5 : 1
7	145	3	319	141	105	35	3.0 : 1
8	146	3	328	163	129	34	3.8 : 1
<i>Cross E.</i>							
pS × ps	1926.92	1	80	37	37	—	
1926.92.1	1927.150	2	324	156	124	32	3.9 : 1
2	151	2	301	145	145	30	3.8 : 1

A COMPARATIVE STUDY OF THE CHROMOSOME COMPLEMENT IN RIBES

by

C. D. DARLINGTON

John Innes Horticultural Institution, Merton

In an interesting series of studies on the chromosome constitution and behaviour of the hybrid "*Ribes Gordonianum*" and its parent species, (1906—1927) TISCHLER has made chromosome measurement the basis of important theoretical conclusions. These, briefly stated, are that the 16 chromosomes of one parent, *Ribes sanguineum*, as shown both in the somatic divisions of the root-tip and at meiosis, are clearly larger than the 16 of the other parent, *R. aureum*. Further at meiosis in the hybrid the eight chromosomes contributed by one parent can be picked out from the eight contributed by the other owing to four pairs being clearly larger than the other four.

The assumptions implied were, first, that the two species were tetraploid for they had four pairing sets of four chromosomes and, secondly, that the pairs found in the hybrid were of chromosomes derived from only one parent — the large from *R. sanguineum*, the small from *R. aureum* — in other words that autopolyploidisation had occurred.

There seems to be a good reason to doubt the validity of these assumptions *a priori*. Comparative measurements of chromosomes of different species have in the past led to serious misconceptions; this has most probably been due to the same treatment in fixation having different effects in different types of plants. For example FARMER and DIGBY (1914) attempted to show by measurement that the chromosomes of the tetraploid *Primula kewensis* were half the size of those of the diploid form. This has since been shown to be incorrect (NEWTON and PELLEW in the press) although "every care was taken to secure

that only those chromosomes were selected with regard to which no doubt as to the accuracy of the measurement could be raised"; indeed the result of their conclusions has been to obscure the real origin of this tetraploid up to the present time.

In *Ribes* there was moreover a second reason for doubt. In *R. nigrum* (fig. 9), *R. Grossularia* (fig. 10) and *R. oxyacanthoides* I had found (1927) that, in the first place, the chromosome complements of these species showed a strong similarity in both size and proportion, and, in the second place, variation in size within each complement was equal to that described by TISCHLER as occurring between the two species he was concerned with. If this were equally true of the parents of *R. Gordonianum* it would be natural to expect the size variation found in its bivalent chromosomes at meiosis; and this variation would be due to variation within the chromosome complements of the parental species and not to separate pairing of *aureum* with *aureum* and *sanguineum* with *sanguineum*.

In order to test this explanation somatic mitoses were examined in the two species and in the hybrid ¹⁾. Figs. 1—8 show different stages of metaphase and anaphase in this material. It will be observed at once that the constancy of form hitherto observed in *Ribes* evidently extends to these forms. The variation in length between the chromosome complements is the same. The shortest chromosome is approximately 1.5μ and the longest approximately 2.5μ in each species as well as in *R. Gordonianum*. At metaphase the occurrence of several constrictions in some of the chromosomes somewhat obscures the distinctions between the types. It is often hard to tell at this stage which of the constrictions is the attachment one. But the position of the attachment constriction gives characteristic form to

¹⁾ The material of the investigation was derived from cultivated varieties of the following species of *Ribes*: —

R. aureum, Pursh.

„*R. Gordonianum*“, Lem.

R. sanguineum, Pursh.

R. nigrum, Linn.

R. Grossularia, Linn.

R. oxyacanthoides, Linn.

Root tips were fixed in Flemming solution of $\frac{3}{4}$ strength, embedded in paraffin and cut at 6μ . The staining was by Newton's gentian violet method, except in the case of *R. Grossularia*, the illustration of which is from a Heidenhain's haematoxylin preparation.

the different chromosome types at anaphase. It is then clear that a tetraploid interpretation of the chromosome complements is impossible. Two chromosomes of each type are present and no more.

It is perhaps not without significance that in each of three genera remarkable for the freedom with which hybridisation occurs between forms morphologically very distinct, namely *Rubus*, *Prunus* and *Ribes*, a striking constancy of chromosome form and regularity of chromosome number is found. Evidently in these genera fragmentation, translocation, and like phenomena can be of little phylogenetic consequence for they would at once destroy the constancy of the chromosomes and reduce the regularity of their behaviour at meiosis; this is one essential condition of high fertility in hybrids and is therefore necessary for the preservation of continuity and freedom of hybridisation within a genus.

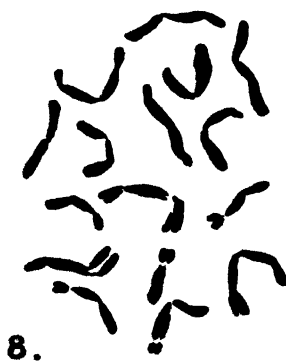
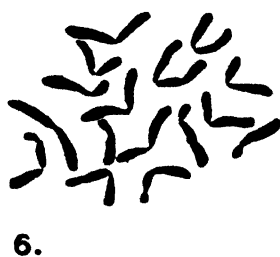
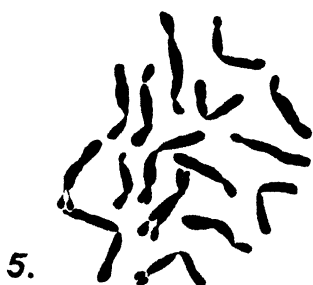
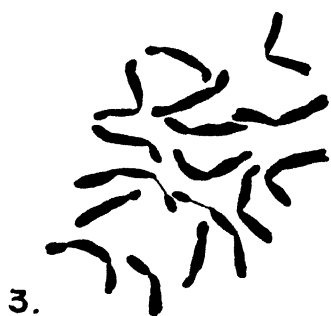
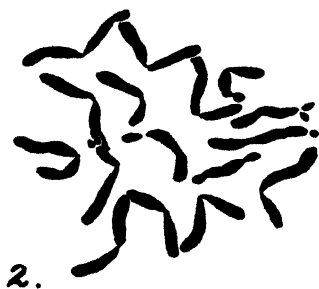
Finally, we must conclude that Tischler's observations of meiosis show, not autosynopsis, but ordinary pairing of the eight chromosomes of *R. aureum* with the eight corresponding chromosomes of *R. sanguineum*. The explanation of the difference in size observed by TISCHLER between the chromosomes of *R. aureum* and *R. sanguineum* is probably in a difference of permeability to fixing reagents. In *R. aureum* I had difficulty in obtaining material as well fixed as in the other species and in the hybrid; the drawings reproduced (especially fig. 6) illustrate a slightly greater contraction of the chromosomes in this material and a still greater difference was usually observable accompanied by an obliteration of the constrictions and other marks of indifferent fixation. Consequently in an extreme case it might well appear that *R. aureum* had smaller chromosomes than *R. sanguineum*.

Summary

Ribes aureum, *R. sanguineum* and their hybrid "*R. Gordonianum*" have almost indistinguishable complements in which the larger chromosomes are nearly twice the size of the smaller ones. The observation by TISCHLER of large and small bivalents at meiosis is therefore no indication of abnormal pairing in the hybrid.

Bibliography

- CRANE, M. B. and C. D. DARLINGTON. 1928. The Origin of New Forms in *Rubus*. I. *Genetica* VIII.
- DARLINGTON, C. D. 1927. Studies in *Prunus* I and II. *Journ. of Gen.* XIX.
- 1928. Reversion in Black Currants. *Journ. of Pomol.* VI.
- FARMER, J. B. and DIGBY, L. 1914. On the Dimensions of Chromosomes considered in Relation to Phylogeny. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 205.
- NEWTON, the late W. C. F. and C. PELLEW. The Cytology and Genetics of *Primula kewensis*. *Journ. of Gen.* (in the press).
- TISCHLER, G. 1927. Chromosomenstudien bei *Ribes Gordonianum* und seinen Eltern. *Planta* 4.
- 1928. Über eigenartige Chromosomenbindung bei *Ribes Gordonianum* (*R. sanguineum* × *R. aureum*). Verh. d. Vten Int. Vererb. Kong. II.





9.

10.

Explanation of figures

Figs. 1—10. Somatic divisions from the root-tip.

Figs. 1—4, *Ribes sanguineum*.

Figs. 5 and 6, *R. aureum*.

Figs. 7 and 8, *R. Gordonianum*.

Fig. 1 shows types of chromosomes taken from a side view of middle anaphase; the rest are metaphases except figs. 4 and 8 which are very early anaphases.

Fig. 9, *R. nigrum*.

Fig. 10, *R. Grossularia*.

All magnified 5700 times.

LINKAGE-STUDIES IN PISUM. II

by

S. J. WELLENSIEK

(Wageningen, Holland)

(Received December 13th, 1928)

	Page
I. INTRODUCTION	273
II. MATERIALS AND METHODS	274
§ 1. <i>The factors</i> , p. 274; § 2. <i>The parents and the crosses</i> , p. 275; § 3. <i>Growing-methods, notes, methods of</i> <i>publishing, calculations</i> , p. 275.	
III. EXPERIMENTAL RESULTS AND CONCLUSIONS	276
§ 1. <i>The monofactorial F_2-segregations</i> , p. 276; § 2. <i>The</i> <i>factor relations</i> , p. 278; § 3. <i>Conclusions</i> , p. 286.	
IV. DISCUSSION	288
§ 1. <i>Comparison of results obtained with those of others</i> , p. 288; § 2. <i>The number of linkage-groups in Pisum</i> , p. 289.	
V. SUMMARY	290
LITERATURE CITED	291
APPENDIX: SUMMARIZING TABLES OF THE F_2 -RESULTS OF CROSSES 38 AND 41.	

1. INTRODUCTION

In Linkage-Studies I the results of three crosses, involving ten genes, were dealt with. Seven independent genes or groups of linked genes were found.

The present paper gives the results of three more crosses, involving four more factors. Among the fourteen genes nine independent ones

were found, although *Pisum* possesses seven bivalent chromosomes. The recent literature on linkage in *Pisum* will be discussed later in connection with my own results.

II. MATERIALS AND METHODS

§ 1. *The factors*

The ten factors which were already studied in Linkage-Studies I are:

- (1) A : flowers colored (recessive: white).
- (2) B : flowers purple (rec.: pink).
- (3) D^w : leaf-axil-spot double (the recessive allelomorph in the present crosses is D which makes the axil-spot single).
- (4) Fa : stems normal (rec.: fasciated).
- (5) \overline{Gp} : pods green (rec.: yellow).
- (6) \overline{P} : membrane in the pod-wall (rec.: no membrane).
- (7) V : strong membrane in the pod-wall (rec.: thin membrane in the presence of P).
- (8) Pl : hilum black (rec.: not black).
- (9) \overline{M} : seed-coat marbled (rec.: not marbled).
- (10) F : seed-coat stippled (rec.: not stippled).

Factors B , D^w , M and F are only active in the presence of A ; V is only active in the presence of P .

The four factors, added to the above ten in the present study, are:

- (11) I : cotyledons yellow (rec.: green).
- (12) Le : internodes long (rec.: short).
- (13) \overline{W}_2 : glaucous stems and foliage (rec.: emerald).
- (14) S : seeds free in the ripe pod (rec.: seeds adhering "chenille"-like).

I and Le are most probably two of MENDEL's factors (4). W_2 was recently described by WELLENSIEK (10); speaking in terms of relative amounts of wax, W_2 stands for "much" and w for "little" in the present material. S was first found by DE VILMORIN (8).

Another factor, called Q and causing a dominant abortion, hitherto unreported in literature, is also present in the material described here. Since all relations to the above fourteen genes are not known yet, it will not be discussed in the present paper. However, in the summarized results of cross 41, given in the appendix, the segregation of the pair Qq is mentioned; this will prevent duplication in a later publication.

§ 2. *The parents and the crosses*

The new parental line is "Pois à brochettes", originally obtained through the kindness of Mr. A. MEUNISSIER at Verrières-le-Buisson, France. It carries the four new genes in recessive form. The genotypes of the four parental lines — using single symbols for simplicity's sake — are:

1-2-56-1 : $A B D^w \underline{fa} \underline{Gp} P v \underline{pl} m F I \underline{Le} W_2^s S$

P. thebaicum : $A b D \underline{Fa} \underline{Gp} P V \underline{Pl} M f I \underline{Le} W_2^s S$

P. à cosse jaune : $a B D^w \underline{Fa} \underline{gp} p V \underline{pl} m F I \underline{Le} W_2^s S$

P. à brochettes : $a B D^w \underline{Fa} \underline{Gp} P V \underline{pl} m F i \underline{le} w_2^s s$

P. à cosse jaune and P. à brochettes carry B , D^w and F cryptomerically; moreover V in the former line is cryptomeric.

The new crosses, with the factors involved in each of them, are:

Cross 38. 1-2-56-1 \times P. à broch. : $A-\underline{Fa}-V-I-\underline{Le}-W_2^s-S$.

Cross 40. P. à broch. \times P. thebaicum: $A-\underline{B}-D^w-\underline{Pl}-\underline{M}-F-I-\underline{Le}-W_2^s-S$.

Cross 41. P. à c. jaune \times P. à broch. : $\underline{Gp}-P-I-\underline{Le}-W_2^s-S$.

The following table gives the numbers of individuals in the crosses.

	count	succum- bed	% suc- cumbed	germ plants	full- grown plants
Cross 38	1184	20	1.7	1164	1112
Cross 40	1140	3	0.3	1137	1107
Cross 41	1176	33	2.8	1143	1072

§ 3. *Growing-methods, notes, methods of publishing, calculations*

The material was treated in exactly the same way as described in details in Linkage-Studies I. However, the preparation of a summarizing F_2 -table of cross 40 was too complicated, because so many genes were studied in this cross. The table would have become too long and this method, desirable as it is when not too many genes are studied, would be inefficient in this case. Consequently only summarizing F_2 -tables of crosses 38 and 41 are given in the appendix and the figures for cross 40 are immediately taken from the field-notes.

Classification after cotyledon-color was of course made before sow-

ing and the earlier it is done, the better the two classes can be distinguished.

In crosses 38 and 40 a colored seed-coat masked the cotyledon-color; therefore a small part of the skins had to be cut away in order to make classification after cotyledon-color possible. Together with flower-color also axil-spot, stem-form, internode-length and wax were taken. A little later pod-color and pod-membrane were observed and, when the plants were dry, the seed-characteristics (hilum, marbling, stippling, chenille) were noted.

The chenille-characteristic is highly modifiable. A well developed adherence among the seeds is only found in emerald plants. Glauous plants, genetically chenille, usually have only two or three seeds adhering and many pods of these plants may have nothing but free seeds. It is therefore necessary to examine all the pods, before concluding to absence of chenille. Owing to this modifiability it may be questioned whether the classification free-chenille is always correct. A very strong linkage between glauous and free exists, however, and therefore a parallelism between the segregations involving W_2^2 and S makes us feel more sure about the correctness of the free-chenille classification, since glauous and emerald plants are distinguished quite easily. Such a — not absolute — parallelism was found in all cases.

III. EXPERIMENTAL RESULTS AND CONCLUSIONS

§ 1. *The monofactorial F_2 -segregations*

In tabulating the monofactorial F_2 -segregations, the theoretical expectation is put in parentheses, while c indicates actual deviation divided by standard deviation of expectation. The original segregation-numbers for cotyledon-color are given, so that the totals in these cases are larger than the totals for the other segregations. As will be seen below all segregations fit the expectations, except the last one. Evidently modification has caused the large deviation (see above).

(1) A.	Cross 38.	837	:	275
		(834)	:	(278)
		c		0.2
	Cross 40.	809	:	298
		(830.25)	:	(276.75)
		c		1.5

- (2) *B.* Cross 40. 616 : 193
 (606.75) : (202.25)
 c 0.7
- (3) *D^w.* Cross 40. 582 : 227
 (606.75) : (202.25)
 c 2.0
- (4) *F_a.* Cross 38. 857 : 255
 (834) : (278)
 c 1.6
- (5) *G_p.* Cross 41. 807 : 265
 (804) : (268)
 c 0.2
- (6) *P.* Cross 41. 824 : 248
 (804) : (268)
 c 1.4
- (7) *V.* Cross 38. 870 : 242
 (834) : (278)
 c 2.5
- (8) *Pl.* Cross 40. 834 : 273
 (830.25) : (276.75)
 c 0.3
- (9) *M.* Cross 40. 607 : 202
 (606.75) : (202.25)
 c 0.02
- (10) *F.* Cross 40. 607 : 202
 (606.75) : (202.25)
 c 0.02
- (11) *I.* Cross 38. 869 : 315
 (898) : (296)
 c 2.0
- Cross 40. 832 : 308
 (855) : (285)
 c 1.6
- Cross 41. 884 : 292
 (882) : (294)
 c 0.1

(12) <i>Le.</i>	Cross 38.	807	:	305
		(834)	:	(278)
		c=1.9		
	Cross 40.	831	:	276
		(830.25)	:	(276.75)
		c=0.05		
	Cross 41.	813	:	259
		(804)	:	(268)
		c=0.7		
(13) <i>W₂</i>	Cross 38.	829	:	283
		(834)	:	(278)
		c=0.3		
	Cross 40.	797	:	310
		(830.25)	:	(276.75)
		c=2.3		
	Cross 41.	831	:	241
		(804)	:	(268)
		c=1.9		
(14) <i>S.</i>	Cross 38.	824	:	288
		(834)	:	(278)
		c=0.7		
	Cross 40.	798	:	309
		(830.25)	:	(276.75)
		c=2.2		
	Cross 41.	865	:	207
		(804)	:	(268)
		c=4.3		

§ 2. *The factor-relations*

The factorial relations are published below in the same way as before. The first column gives the actually obtained F_2 -numbers $AB : Ab : aB : ab$ and, on the next row, the numbers expected in case of independence in parentheses. The second column gives the actual and the expected ratios $(AB + ab) : (Ab + aB)$ which means sum of original combinations : sum of recombinations or, in the repulsion phase, sum of recombinations : sum of original combinations. Below the cross-number the type of combination is indicated in parentheses. The value of c , again, represents the quotient of actual

deviation and standard deviation. Theoretical expectations are calculated according to KAPPERT's method and in case of linkage — indicated by a larger value for c than 3.0 — the gametic ratio and the percentage of crossing-over are calculated after WELLENSIEK's method, just as in Linkage-Studies I. When there is a 9 : 3 : 4 expectation, only the first two terms can be used in linkage-studies; independence of the factors in question means that these terms correspond to a 3 : 1- expectation.

Those combinations of factors which were already studied in Linkage-Studies I and occur again in the present material, will be numbered as they were before. The 46 new combinations will be numbered 46, 47, 91.

(1) $A-B$.	616	:	193		
Cross 40.	(606.75)	:	(202.25)		
($a B \times A b$)	$c=0.7$				
(2) $A-Dw$.	582	:	227		
Cross 40.	(606.75)	:	(202.25)		
($a Dw \times A D$)	$c=2.0$				
(3) $A-\underline{Fa}$.	644	:	193	:	213 : 62
Cross 38.	(645)	:	(192)	:	(212) : (63)
($A \underline{fa} \times a \underline{Fa}$)	$c=0.1$				
(6) $A-V$.	641	:	196	:	229 : 46
Cross 38.	(655)	:	(182)	:	(215) : (60)
($A v \times a V$)	$c=1.8$				
(7) $A-\underline{Pl}$.	619	:	190	:	215 : 83
Cross 40.	(609)	:	(200)	:	(225) : (73)
($a \underline{pl} \times A \underline{Pl}$)	$c=1.2$				
(8) $A-M$.	607	:	202		
Cross 40.	(606.75)	:	(202.25)		
($a m \times A M$)	$c=0.02$				
(9) $A-F$.	607	:	202		
Cross 46.	(606.75)	:	(202.25)		
($a F \times A f$)	$c=0.02$				
(10) $B-Dw$.	448	:	168	:	134 : 59
Cross 40.	(443)	:	(173)	:	(139) : (54)
($B Dw \times b D$)	$c=0.7$				

(15) <u>B-Pl.</u>	462 : 154 : 157 : 36	498 : 311
Cross 40.	(471) : (145) : (148) : (45)	(516) : (293)
(<u>B pl</u> × <u>b Pl</u>)		c=1.3
(16) <u>B-M.</u>	457 : 159 : 150 : 43	500 : 309
Cross 40.	(462) : (154) : (145) : (48)	(510) : (299)
(<u>B m</u> × <u>b M</u>)		c=0.7
(17) <u>B-F.</u>	562 : 54 : 45 : 148	710 : 99
Cross 40.	(462) : (154) : (145) : (48)	(510) : (299)
(<u>B F</u> × <u>b f</u>)		c=14.6
Gametic ratio is 12.5 : 2.0 : 1.7 : 12.2; crossing-over is 13.0 %		
(22) <u>Dw-Pl.</u>	445 : 137 : 174 : 53	498 : 311
Cross 40.	(445) : (137) : (174) : (53)	(498) : (311)
(<u>Dw pl</u> × <u>D Pl</u>)		c=0.0
(23) <u>Dw-M.</u>	428 : 154 : 179 : 48	476 : 333
Cross 40.	(437) : (145) : (170) : (57)	(494) : (315)
(<u>Dw m</u> × <u>D M</u>)		c=1.3
(24) <u>Dw-F.</u>	445 : 137 : 162 : 65	510 : 299
Cross 40.	(437) : (145) : (170) : (57)	(494) : (315)
(<u>Dw F</u> × <u>D f</u>)		c=1.2
(27) <u>Fa-V.</u>	671 : 186 : 199 : 56	727 : 385
Cross 38.	(670) : (187) : (200) : (55)	(725) : (387)
(<u>fa v</u> × <u>Fa V</u>)		c=0.1
(31) <u>Gp-P.</u>	613 : 194 : 211 : 54	667 : 405
Cross 41.	(620) : (187) : (204) : (61)	(681) : (391)
(<u>Gp P</u> × <u>gp p</u>)		c=0.9
(43) <u>Pl-M.</u>	466 : 153 : 141 : 49	515 : 294
Cross 40.	(464) : (155) : (143) : (47)	(511) : (298)
(<u>pl m</u> × <u>Pl M</u>)		c=0.3
(44) <u>Pl-F.</u>	461 : 158 : 146 : 44	505 : 304
Cross 40.	(464) : (155) : (143) : (47)	(511) : (298)
(<u>pl F</u> × <u>Pl f</u>)		c=0.4
(45) <u>M-F.</u>	427 : 180 : 180 : 22	449 : 360
Cross 40.	(455) : (152) : (152) : (50)	(505) : (304)
(<u>m F</u> × <u>M f</u>)		c=4.1
Gametic ratio is 4.7 : 9.5 : 9.5 : 4.7; crossing-over is 33.1 %.		
(46) <u>A-I.</u>	617 : 220 : 204 : 71	688 : 424
Cross 38.	(618) : (219) : (203) : (72)	(690) : (422)
(<u>A I</u> × <u>a i</u>)		c=0.1

Cross 40.	596 : 213 : 215 : 83	679 : 428
(a i A I)	(593) : (216) : (218) : (80)	(673) : (434)
		c=0.4
(47) A-Le.	616 : 221 : 191 : 84	700 : 412
Cross 38.	(607) : (230) : (200) : (75)	(682) : (430)
(A Le a le)		c=1.1
Cross 40.	609 : 200 : 222 : 76	685 : 422
(a le A Le)	(607) : (202) : (224) : (74)	(168) : (426)
		c=0.2
(48) A-W ₂ ^b .	624 : 213 : 205 : 70	694 : 418
Cross 38	(624) : (213) : (205) : (70)	(694) : (418)
(A W ₂ ^b a w ^g)		c=0.0
Cross 40.	588 : 221 : 209 : 89	677 : 430
(a w ^b A W ₂ ^b)	(582) : (227) : (215) : (83)	(665) : (442)
		c=0.7
(49) A-S.	621 : 216 : 203 : 72	693 : 419
Cross 38.	(620) : (217) : (204) : (71)	(691) : (421)
(A S a s)		c=0.1
Cross 40	588 : 221 : 210 : 88	676 : 431
(a s A S)	(583) : (226) : (215) : (83)	(666) : (441)
		c=0.6
(50) B-I.	448 : 168 : 148 : 45	493 : 316
Cross 40	(454) : (162) : (142) : (51)	(505) : (304)
(B I b I)		c=0.9
(51) B-Le.	454 : 162 : 155 : 38	492 : 317
Cross 40	(464) : (152) : (145) : (48)	(512) : (297)
(B Le b Le)		c=1.5
(52) B-W ₂ ^b .	456 : 160 : 132 : 61	517 : 292
Cross 40.	(448) : (168) : (140) : (53)	(501) : (308)
(B w ^b b W ₂ ^b)		c=1.2
(53) B-S.	456 : 160 : 132 : 61	517 : 292
Cross 40.	(448) : (168) : (140) : (53)	(501) : (308)
(B s b s)		c=1.2
(54) Dw-I.	416 : 166 : 180 : 47	463 : 346
Cross 40.	(429) : (153) : (167) : (60)	(489) : (320)
(Dw i D I)		c=1.9

(55) $Dw-Lc$	447 : 135 : 162 : 65	512 : 297
Cross 40.	(438) : (144) : (171) : (56)	(494) : (315)
$(D^w lc \cdot D Le)$		$c=1.3$
(56) $Dw-W_2^b$	425 : 157 : 163 : 64	489 : 320
Cross 40.	(423) : (159) : (165) : (62)	(485) : (324)
$(D^w w^b \cdot DW_2^b)$		$c=0.3$
(57) $Dw-S$	425 : 157 : 163 : 64	489 : 320
Cross 40.	(423) : (159) : (165) : (62)	(485) : (324)
$(D^w s \cdot D S)$		$c=0.3$
(58) $Fa-I$	633 : 224 : 188 : 67	700 : 412
Cross 83.	(633) : (224) : (188) : (67)	(700) : (412)
$(fa I \cdot Fa i)$		$c=0.0$
(59) $Fa-Lc$	632 : 225 : 175 : 80	712 : 400
Cross 38.	(622) : (235) : (185) : (70)	(692) : (420)
$(fa Lc \cdot Fa lc)$		$c=1.2$
(60) $Fa-W_2^b$	631 : 226 : 198 : 57	688 : 424
Cross 38.	(639) : (218) : (190) : (65)	(704) : (408)
$(fa W_2^b \cdot Fa w^b)$		$c=1.0$
(61) $Fa-S$	627 : 230 : 197 : 58	685 : 427
Cross 38.	(635) : (222) : (189) : (66)	(701) : (411)
$(fa s \cdot Fa s)$		$c=1.0$
(62) $Gp-I$	613 : 194 : 200 : 65	678 : 394
Cross 41.	(612) : (195) : (201) : (64)	(676) : (396)
$(gp i \cdot gp I)$		$c=0.1$
(63) $Gp-Lc$	615 : 192 : 198 : 67	682 : 390
Cross 41.	(612) : (195) : (201) : (64)	(676) : (396)
$(gp lc \cdot gp Lc)$		$c=0.4$
(64) $Gp-W_2^b$	629 : 178 : 202 : 63	692 : 380
Cross 41.	(626) : (181) : (205) : (60)	(686) : (386)
$(gp w^b \cdot gp W_2^b)$		$c=0.4$
(65) $Gp-S$	650 : 157 : 215 : 50	700 : 372
Cross 41.	(651) : (156) : (214) : (51)	(702) : (370)
$(gp s \cdot gp S)$		$c=0.1$
(66) $P-I$	618 : 206 : 195 : 53	671 : 401
Cross 41.	(625) : (199) : (188) : (60)	(685) : (387)
$(P i \cdot p I)$		$c=0.9$

(67) $\underline{P-Lc}$.	617 : 207 : 196 : 52	669 : 403
Cross 41.	(625) : (199) : (188) : (60)	(685) : (387)
$(\underline{P} \underline{le} \times \underline{p} \underline{Le})$		$c=1.0$
(68) $\underline{P-W_2^b}$.	635 : 189 : 196 : 52	687 : 385
Cross 41.	(639) : (185) : (192) : (56)	(695) : (377)
$(\underline{P} \underline{w^b} \times \underline{p} \underline{W_2^b})$		$c=0.5$
(69) $\underline{P-S}$.	658 : 166 : 207 : 41	699 : 373
Cross 41	(665) : (159) : (200) : (48)	(713) : (359)
$(\underline{P} \underline{s} \times \underline{p} \underline{S})$		$c=0.9$
(70) $\underline{V-I}$.	634 : 236 : 187 : 55	689 : 423
Cross 38.	(642) : (228) : (179) : (63)	(705) : (407)
$(\underline{v} \underline{I} \times \underline{V} \underline{i})$		$c=1.0$
(71) $\underline{V-Le}$.	570 : 300 : 237 : 5	575 : 537
Cross 38.	(631) : (239) : (176) : (66)	(697) : (415)
$(\underline{v} \underline{Le} \times \underline{V} \underline{le})$		$c=7.6$

Gametic ratio is 2.4 : 15.3 : 13.4 : 2.2; crossing-over is 13.8 %.

(72) $\underline{V-W_2^b}$.	651 : 219 : 178 : 64	715 : 397
Cross 38.	(649) : (221) : (180) : (62)	(711) : (401)
$(\underline{v} \underline{W_2^b} \times \underline{V} \underline{w^b})$		$c=0.25$
(73) $\underline{V-S}$.	645 : 225 : 179 : 63	708 : 404
Cross 38	(645) : (225) : (179) : (63)	(708) : (404)
$(\underline{v} \underline{S} \times \underline{V} \underline{s})$		$c=0.0$
(74) $\underline{Pl-I}$.	614 : 220 : 197 : 76	690 : 417
Cross 40.	611 : 223 : 200 : 73	684 : 423
$(\underline{pl} \underline{i} \times \underline{Pl} \underline{I})$		$c=0.4$
(75) $\underline{Pl-Le}$.	630 : 204 : 201 : 72	702 : 405
Cross 40.	(626) : (208) : (205) : (68)	(694) : (413)
$(\underline{pl} \underline{le} \times \underline{Pl} \underline{Le})$		$c=0.5$
(76) $\underline{Pl-W_2^b}$.	600 : 234 : 197 : 76	676 : 431
Cross 40.	(600) : (234) : (196) : (77)	(677) : (430)
$(\underline{pl} \underline{w^b} \times \underline{Pl} \underline{W_2^b})$		$c=0.1$
(77) $\underline{Pl-S}$.	600 : 234 : 198 : 75	675 : 432
Cross 40.	(601) : (233) : (197) : (76)	(677) : (430)
$(\underline{pl} \underline{s} \times \underline{Pl} \underline{S})$		$c=0.1$
(78) $\underline{M-I}$.	446 : 161 : 150 : 52	498 : 311
Cross 40	(447) : (160) : (149) : (53)	(500) : (309)
$(\underline{m} \underline{i} \times \underline{M} \underline{I})$		$c=0.1$

(79) $M\text{-}\underline{Le}$.	460 : 147 : 149 : 53	513 : 296
Cross 40.	(457) : (150) : (152) : (50)	(507) : (302)
($m\text{ } \underline{le}$ $M\text{ } \underline{Le}$)		c=0.4
(80) $M\text{-}W_2^b$.	446 : 161 : 142 : 60	506 : 303
Cross 40.	(441) : (166) : (147) : (55)	(496) : (313)
($m\text{ } w^b \times M\text{ } W_2^b$)		c=0.7
(81) $M\text{-}S$.	446 : 161 : 142 : 60	506 : 303
Cross 40.	(441) : (166) : (147) : (55)	(496) : (313)
($m\text{ } s$ $M\text{ } s$)		c=0.7
(82) $F\text{-}I$.	449 : 158 : 147 : 55	504 : 305
Cross 40.	(447) : (160) : (149) : (53)	(500) : (309)
($F\text{ } i$ $f\text{ } I$)		c=0.3
(83) $F\text{-}\underline{Le}$.	471 : 136 : 138 : 64	535 : 274
Cross 40.	(457) : (150) : (152) : (50)	(507) : (302)
($F\text{ } \underline{le}$ $f\text{ } \underline{Le}$)		c=2.0
(84) $F\text{-}W_2^b$.	430 : 177 : 158 : 44	474 : 335
Cross 40.	(441) : (166) : (147) : (55)	(496) : (313)
($F\text{ } w^b$ $f\text{ } W_2^b$)		c=1.6
(85) $F\text{-}S$.	430 : 177 : 158 : 44	474 : 335
Cross 40.	(441) : (166) : (147) : (55)	(496) : (313)
($F\text{ } s$ $f\text{ } s$)		c=1.6
(86) $I\text{-}\underline{Le}$.	600 : 221 : 207 : 84	684 : 428
Cross 38.	(596) : (225) : (211) : (80)	(676) : (436)
($I\text{ } \underline{Le}$ $i\text{ } \underline{le}$)		c=0.5
Cross 40.	619 : 192 : 212 : 84	703 : 404
($i\text{ } \underline{le}$ $I\text{ } \underline{Le}$)	(609) : (202) : (222) : (74)	(683) : (424)
		c=1.2
Cross 41.	619 : 194 : 194 : 65	684 : 388
($i\text{ } \underline{le}$ $I\text{ } \underline{Le}$)	(617) : (196) : (196) : (63)	(680) : (392)
		c=0.3
(87) $I\text{-}W_2^b$.	612 : 209 : 217 : 74	686 : 426
Cross 38	(612) : (209) : (217) : (74)	(686) : (426)
($I\text{ } W_2^b$ $i\text{ } w^b$)		c=0.0
Cross 40.	587 : 224 : 210 : 86	673 : 434
($i\text{ } w^b$ $I\text{ } W_2^b$)	(584) : (227) : (213) : (83)	(667) : (440)
		c=0.4

Cross 41.	631 : 182 : 200 : 59	690 : 382
($I w^b \times I W_2^b$)	(630) : (183) : (201) : (58)	(688) : (384)
		c=0.1
(88) $I-S$.	609 : 212 : 215 : 76	685 : 427
Cross 38.	(608) : (213) : (216) : (75)	(683) : (429)
($I S \times I s$)		c=0.1
Cross 40.	588 : 223 : 210 : 86	674 : 433
($I s \times I S$)	(585) : (226) : (213) : (83)	(668) : (439)
		c=0.4
Cross 41.	655 : 158 : 210 : 49	704 : 368
($I s \times I S$)	(656) : (157) : (209) : (50)	(706) : (366)
		c=0.1
(89) $Le-W_2^b$.	598 : 209 : 231 : 74	672 : 440
Cross 38.	(602) : (205) : (227) : (78)	(680) : (432)
($LeW_2^b \times Le w^b$)		c=0.5
Cross 40	599 : 232 : 198 : 78	677 : 430
($Le w^b \times LeW_2^b$)	(598) : (233) : (199) : (77)	(675) : (432)
		c=0.1
Cross 41	626 : 187 : 205 : 54	680 : 392
($Le w^b \times LeW_2^b$)	(630) : (183) : (201) : (58)	(688) : (384)
		c=0.5
(90) $Le-S$.	594 : 213 : 230 : 75	669 : 443
Cross 38	(598) : (209) : (226) : (79)	(677) : (435)
($Le S \times Le s$)		c=0.5
Cross 40.	600 : 231 : 198 : 78	678 : 429
($Le s \times Le S$)	(599) : (232) : (199) : (77)	(676) : (431)
		c=0.1
Cross 41	662 : 151 : 203 : 56	718 : 354
($Le s \times Le S$)	(656) : (157) : (209) : (50)	(706) : (366)
		c=0.8
(91) W_2^b-S .	821 : 8 : 3 : 280	1101 : 11
Cross 38.	(614) : (215) : (210) : (73)	(687) : (425)
($W_2^b S \times w^b s$)		c=25.5

Gametic ratio is 16.2 : 0.3 : 0.1 : 16.7; crossing-over is 1.2 %

Cross 40.	796 : 1 : 2 : 308	1104 : 3
($w s \times W_2^b S$)	(575) : (222) : (223) : (87)	(662) : (445)
		c=27.1

Gametic ratio is 15.6 : 0.1 : 0.1 : 17.5; crossing-over is 0.6 %

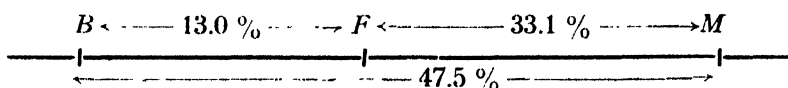
Cross 4)	822	:	9	:	43	:	198		1020	:	52
($w^b s$: $w_2^b s$)	(671)	:	(160)	:	(194)	:	(47)		(718)	:	(354)
											$c=19.6$

Gametic ratio is 16.8 : 0.4 : 1.5 : 14.0; crossing-over is 5.8 %

§ 3. Conclusions

The different values for c are either considerably smaller than 3.0 — in most cases — or considerably larger, so that there is no doubt about independent inheritance or linkage.

Let us first discuss those relations which are a replication of part of Linkage-Studies I. B - F and M - F were found to be linked with crossing-over percentages of 13.0 % and 33.1 %. No direct linkage between B - M was found, but linkage may have escaped observation due to a crossing-over of about 50 %. If the gametic ratio for B - M is computed, it would mean a crossing-over of 47.5 %. Consequently the following mapping of B - F - M in one of the chromosomes is evident:



This means absence of double crossing-over. In Linkage-Studies I a method was used for the calculation of double crossing-over from the trihybrid gametic ratio. If this method is applied to the present material, quite astonishing results are obtained, for one of the gametic values is found to be negative and so is the percentage of double crossing-over. The gametic ratio is as follows:

$B F M$: $B F m$: $B f M$: $B f m$: $b F M$: $b F m$: $b f M$: $b f m$
 5.4 : 7.1 : 1.5 : 0.5 : -0.7 : 2.4 : 8.0 : 4.2

Since the parental combinations are $B F m$ and $b f M$, the double cross-overs are $B f m$ and $b F M$ and the percentage of double crossing-over would be - 0.7 %. This means of course nothing but that the numbers in the present material are too small for the method of calculation, or that there is no double crossing-over at all. But the occurrence of the phenotypic classes $B f m$ and $b F M$ cannot be explained unless double crossing-over is supposed to have occurred.

Similar difficulties are found when the interference relations are calculated. We find namely:

crossing-over	$B-F$	among non-cross-overs	$F-M$: 20.5 %
"	"	"	cross-overs	" : — 2.1 %
"	"	$F-M$	non-cross-overs	$B-F$: 38.8 %
"	"	"	cross-overs	" : — 5.4 %
"	"	$B-M$	non-cross-overs	$B-F$: 38.8 %
"	"	"	cross-overs	" : 105.4 %
"	"	"	non-cross-overs	$F-M$: 20.5 %
"	"	"	cross-overs	" : 102.1 %

Apart from the negative values the changes in the percentages of crossing-over are similar to those found before. Therefore we may conclude that also in the present material $B-F-M$ form a linkage-group and are localized in the given order.

All the other relations, already studied before, resulted in independence and this is a confirmation of former results.

Among the new relations $V-Le$ were found to be linked with 13.8 % crossing-over and so were W_2^b-S with crossing-over percentages of 1.2 %, 0.6 % and 5.8 % in different crosses. The rather great variation in crossing-over may be due to genetic causes, probably also modification has played its part, especially in cross 41 where 5.8 % crossing-over was found. The F_2 -ratio in this cross was 822 : 9 : 43 : 198 and very probably part of the third group (emerald, free) belongs to the fourth group (emerald, chenille). This modification was already discussed on p. 276.

No other cases of linkage were found and therefore the total results of the three crosses can be summarized as follows, if we put linked factors between brackets and separate independent ones by a dash.

Cross 38: $A-Fa-[V, Le]-I-[W_2^b, S]$

Cross 40: $A-[B, F, M]-D^w-Pl-I-Le-[W_2^b, S]$

Cross 41: $Gp-P-I-Le-[W_2^b, S]$

In no cross the number of independent genes exceeds the number of chromosome-pairs which is seven. However, combining the above results with those, arrived at in Linkage-Studies I — namely:

$A-[B, F, M]-D^w-Fa-Gp-[P, Pl]-V$

gives:

$A-[B, F, M]-D^w-Fa-Gp-[P, Pl]-[V, Le]-I-[W_2^b-S]$, and now the chromosome number is exceeded by two.

IV. DISCUSSION

§ 1. *Comparison of results obtained with those of others*

The results of other investigators with regard to the mutual inter-relationships of the first ten of my factors were amply discussed in Linkage-Studies I. Therefore only the new relations are subject to discussion now, whereby it should always be kept in mind that identity between genes, acting similarly according to different authors, is never proven unless the work is done with the same material.

In 1917 WHITE (12) concluded to independence of $A-B-\underline{Fa}-I-\underline{Le}$.

Independent inheritance of $A-B-\underline{Fa}-\underline{Pl}-M-I-\underline{Le}$ was found by KAPPERT (3). I pointed before (11, p. 462) to the evidence that among KAPPERT's material B and M are linked with a crossing-over percentage not far from 50 %. The results, discussed in the foregoing part of this paper, offer new evidence to the existence of this linkage.

The linkage between W_2^* and S was found by WELLENSIEK (9) in 1925; he also obtained indications of independence between \underline{Le} and W_2^* .

BREMER (1), in 1926, was the first to discover the linkage between \underline{Le} and one of the genes P or V . Thru the kindness of Mr. BREMER I obtained samples of his material and I observed that his sugar-pea parent probably is a $PP\ vv$ -type, so that his cross must have been $PP\ VV \times PP\ vv$ and V is responsible for the segregation. Consequently the linkage, found by BREMER, is the same as one of the linkages in my material, namely between \underline{Le} and V .

RASMUSSEN (5) considers P , V and \underline{Le} to belong to one linkage-group, in which the linkage between P and V escapes observation owing to about 50 % crossing-over. My material confirms RASMUSSEN's results as to the linkage $V-\underline{Le}$, but I found $P-\underline{Le}$ independent. Another fact which speaks against combining P , V and \underline{Le} in one group is the linkage $P-\underline{Pl}$ as described in Linkage-Studies I, while both V and \underline{Le} are independently inherited from \underline{Pl} . In my material therefore $P-\underline{Pl}$ and $V-\underline{Le}$ form two separate linkage-groups and the different results of RASMUSSEN and me can hardly be explained, unless one or more of his genes are not identical with mine.

SVERDRUP (6) found independence between $A-B-D-\underline{Fa}-I-\underline{Le}-W_2^*$; at least, judging from her descriptions, the factors mentioned were among her material. Recently the TEDINS (7) found linkage between $B-M$, while they doubted about the relation $M-F$ and unfortunately

did not study *B-F*. It is important with regard to my own results that the TEDINS concluded to linkage between *B* and *M*, because both were linked to a third gene; *B* and *M* themselves did not reveal a clear linkage due to 50 % crossing-over. These results confirm part of my results as to the linkage-group *B-F-M*. Moreover the TEDINS stated a number of cases of independence, namely *A-B-D-Pl*; *A-F*; *A-I*; *B-I*; *D-M*; *D-F*; *Pl-M*; uncertain were *A-M* and *M-I*.

In a paper which is in the press now (10) extensive evidence for independence between W_2^b and *I* is given.

§ 2. *The number of linkage-groups in Pisum*

Rather alarming statements about the number of linkage-groups in *Pisum* with regard to the chromosome-number are found in the recent literature on linkage in *Pisum*. Since the results, arrived at in the present paper, seem to be alarming also, it is worth while to discuss the situation critically.

WHITE's finding (12), in 1917, of seven independent genes — which number is the same as the haploid number of chromosomes — is not so very important, because WHITE studied the interrelations between 8 genes, two of which were known to be linked. Consequently WHITE had no chance of finding more independent genes than 7.

It was discussed before (11, p. 462) that evidently two of KAPPERT's (3) eight independent factors are linked with about 50 % crossing-over, so that his number of independently inherited factors is reduced to 7.

In 1925 HERZBERG-FRÄNKEL (2, p. 329—331) summarized some of the papers on linkage in *Pisum* and put up 10 "preliminarily independent" groups. Among these 10 groups 8 are those of KAPPERT. Apart from quite a few incorrect statements, not the least evidence was put forth that groups IX and X of HERZBERG-FRÄNKEL are independent from KAPPERT's 8 groups.

In the work of SVERDRUP (6), extended by DE WINTON (13), most of the relations between 15 genes were studied and 9 (SVERDRUP) or 10 (DE WINTON) independent genes or groups of linked genes were found. However, 14 relations were not studied and this leaves some doubt as to the correctness of the authors' final conclusions. If, for instance, we suppose that *Fa* belongs to the group *I-O* (*Fa-O* was not studied and *Fa-I* may be linked with about 50 % crossing-over) and

if, furthermore, we suppose that W^a-D (not studied) are strongly linked and belong to the strongly linked $R-Tl$ ($Tl-D$ is not studied) on the opposite side of a chromosome, the number of independent genes is reduced to 7. This is, of course, a mere speculation, but it is only meant to illustrate that it is not allowed to draw final conclusions before all unknown relations are studied.

The same criticism can be offered with regard to the 9 independent groups which RASMUSSEN (5, p. 120—121) put up from data of different workers. There is not the least evidence that his groups 4 and 6 or 4 and 7 or 4 and 8 etc. are not the same, to which fact RASMUSSEN (5, p. 127) himself has pointed.

Consequently we see that disharmony between the number of independent genes and the number of chromosomes in *Pisum* has not definitely been proven yet. My own results, described in this paper, seem to be a proof, but assuming the possibility of linkage with frequent crossing-over between apparently independent factors, for instance between $A-D^m$ and between $Fa-Gp$, the number of independent genes is reduced to seven. When we consider the fact that quite a few cases of linkage with percentages of crossing-over not far from 50 % have been demonstrated to exist by several workers, the above suggestion may not at all be considered as impossible. Even the finding of one more independent gene in addition to my nine independent ones would not be a final proof, but two or three more would make the immediate application to *Pisum* of MORGAN's *Drosophila*-principles rather doubtful.

It might be that *Drosophila* offers an instance of an organism in which special and relatively simple principles are valid, while in *Pisum* somewhat different and more general principles hold true. The present state of the experimental work in *Pisum* does not allow to draw conclusions yet.

It is hoped to extend my linkage-studies in the next years by studying the relations of some more factors to the fourteen, about which the present paper has dealt with.

V. SUMMARY

1. In Linkage-Studies I the relations between ten factors — $A, B, D^m, Fa, Gp, P, V, Pl, M, F$ — were described. In the

present study four more factors are added to these ten, namely:

I : cotyledons yellow; *i*: green.

Le : internodes long; *le*: short.

\overline{W}_2^b : foliage and stem glaucous; *w*^b: emerald.

S : seeds free in the ripe pod; *s*: seeds adhering "chenille"-like.

2. New evidence was obtained for the existence of a linkage-group *B-F-M*, in which *B* and *M* are linked with about 50 % crossing-over.
3. Among the relations, not studied before by the present author, linkage was found between *V-Le* and between \overline{W}_2^b -*S*.
4. If we put linked factors between brackets and separate independent factors or groups by a dash, the total results are:
A-[*B, F, M*]-*D*^w-*Fa-Gp*-[*P, Pl*]-[*V, Le*]-*I*-[\overline{W}_2^b, S]
5. The number of bivalent chromosomes is exceeded by two by the number of independent genes or groups of linked genes.
6. From a critical examination of the recent literature and of own results, it is concluded that disharmony between the number of chromosomes and the number of linkage-groups in *Pisum* has not been finally demonstrated yet.

Wageningen, Dec. 12, 1928

LITERATURE CITED

- (1) BREMER, A. H.: Foredling av hageerter (*Pisum sativum*). (Havedyrkningens Venners Medlemsskrift 1, 1926: 1-16.)
- (2) HERZBERG-FRÄNKEL, OTTO: Faktorenkoppelung bei Pflanzen. (Zschr. ind. Abst. Vererb. L. 38, 1925: 324-348.)
- (3) KAPPERT, HANS: Ueber die Zahl der unabhängigen Merkmalsgruppen bei der Erbse. (Zschr. ind. Abst. Vererb. L. 36, 1924: 1-32.)
- (4) MENDEL, GREGOR: Versuche über Pflanzenhybriden. (Verh. naturf. Ver. Brünn 4, 1865: 3-47; reprinted in *ibid.* 49, 1910 (1911): 3-47 and in Ostwald's Klassiker der exacten Wissenschaften No. 121.)
- (5) RASMUSSEN, J.: Genetically changed linkage values in *Pisum*. (Hereditas 10, 1927: 1-152.)
- (6) SVERDRUP, ASLAUG: Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. (J. Gen. 17, 1927: 221-251.)

- (7) TEDIN, HANS and OLOF: Contributions to the genetics of *Pisum* V: Seed coat color, linkage and free combination. (*Hereditas* **11**, 1928: 1-62.)
- (8) VILMORIN, PH. DE: Etude sur le caractère „Adhérence des grains entre eux” chez le Pois Chenille. (IV Conf. int. Génétique, Paris 1911: 368-372.)
- (9) WELLENSIEK, S. J.: *Pisum*-Crosses II. (*Genetica* **7**, 1925: 337-364.)
- (10) WELLENSIEK, S. J.: *Pisum*-Crosses IV: The genetics of wax. (*Mededeelingen Landbouwhoogeschool Wageningen* **32**, No. 9, 1928; 27 p.)
- (11) WELLENSIEK, S. J.: Linkage-studies in *Pisum* I. (*Genetica* **9**, 1927: 443-466.)
- (12) WHITE, ORLAND E.: Inheritance Studies in *Pisum* — IV: Interrelation of the genetic factors of *Pisum*. (*J. agr. Res.* **11**, 1917: 167-190.)
- (13) WINTON, DOROTHEA DE: Further linkage work in *Pisum sativum* and *Primula sinensis*. (*Zschr. ind. Abst. Vererb. L. supplement-band* **2**, 1928: 1594-1599; abstract in *ibid.* **46**, 1927: 67.)

F₂ of cross 38 1 Lc W³ A Fa v S 1 Lc u³ A Fa v S

Phenotype	class	total	F ₂ -groups							
			1	2	3	4	5	6	7	8
1 Lc W ³ A Fa v S	1	175	16	15	12	16	45	27	14	30
1 Lc W ³ A Fa v S	2	3	0	0	0	1	1	1	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	3	6	8	8	24	10	0	12	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	5	47	3	4	5	4	11	8	5	7
1 Lc W ³ A Fa v S	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	7	27	3	1	0	3	8	1	3	5
1 Lc W ³ A Fa v S	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	9	8	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	11	24	3	4	2	3	4	4	1	1
1 Lc W ³ A Fa v S	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	13	17	1	4	1	2	3	3	1	2
1 Lc W ³ A Fa v S	14	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	17	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	18	68	2	4	6	12	19	8	11	0
1 Lc W ³ A Fa v S	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	22	15	2	1	1	3	4	1	1	2
1 Lc W ³ A Fa v S	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	24	9	1	2	1	2	2	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	28	27	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	30	2	0	1	0	0	4	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	32	3	0	1	0	0	1	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	33	84	5	11	6	11	19	14	9	9
1 Lc W ³ A Fa v S	34	4	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	35	2	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	39	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	41	31	2	0	1	4	3	2	3	8
1 Lc W ³ A Fa v S	42	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	43	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	45	0	0	2	1	1	4	0	0	1
1 Lc W ³ A Fa v S	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	49	1	0	1	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	50	25	0	1	1	5	6	3	2	7
1 Lc W ³ A Fa v S	51	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	52	1	1	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	57	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	58	14	0	0	2	2	6	1	2	1
1 Lc W ³ A Fa v S	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	62	56	1	3	0	0	1	6	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	65	68	3	6	4	11	17	16	3	8
1 Lc W ³ A Fa v S	66	27	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	67	26	0	3	3	3	4	6	3	4
1 Lc W ³ A Fa v S	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	69	24	3	3	2	4	4	2	1	5
1 Lc W ³ A Fa v S	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	71	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	72	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	73	20	2	3	1	3	6	1	1	3
1 Lc W ³ A Fa v S	74	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	75	6	0	2	0	0	1	3	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	76	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	78	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	79	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	81	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	82	24	1	2	3	1	4	6	2	5
1 Lc W ³ A Fa v S	83	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	84	9	2	3	1	0	0	2	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	86	3	0	0	1	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	87	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	88	1	2	0	0	1	1	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	89	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	90	7	0	0	1	0	1	2	0	3
1 Lc W ³ A Fa v S	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	92	1	0	0	0	0	0	0	1	0
1 Lc W ³ A Fa v S	93	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	94	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	95	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	96	2	0	0	0	1	0	0	0	1
1 Lc W ³ A Fa v S	97	35	1	0	0	11	1	6	4	2
1 Lc W ³ A Fa v S	98	1	0	0	0	1	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	99	1	0	0	0	0	0	1	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	101	10	0	0	0	3	2	2	1	2
1 Lc W ³ A Fa v S	102	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	103	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	104	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	105	11	1	2	1	0	2	0	1	1
1 Lc W ³ A Fa v S	106	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	107	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	108	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	109	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	111	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	112	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	113	11	2	1	1	2	1	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	114	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	115	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	116	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	117	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	118	2	1	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	119	6	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	121	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	122	6	0	2	1	1	1	1	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	123	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	124	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	125	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	126	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	127	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ A Fa v S	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0
total	1112	77	130	87	160	255	151	82	170	

F₂ of cross 41 1 Lc W³ A Fa v S 1 Lc u³ A Fa v S

Phenotyps	class	total	F ₂ -groups										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1 Lc W ³ GP	S	1	200	15	9	10	26	30	18	19	24	22	27
1 Lc W ³ GP	S	2	67	8	1	7	10	3	8	6	10	8	7
1 Lc W ³ GP	S	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	5	68	12	5	4	6	8	8	5	8	7	2
1 Lc W ³ GP	S	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	9	24	5	3	4	6	12	12	2	2	4	3
1 Lc W ³ GP	S	10	33	3	3	4	6	13	2	2	4	4	3
1 Lc W ³ GP	S	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	13	19	1	0	2	2	3	3	0	2	5	1
1 Lc W ³ GP	S	14	3	0	1	0	0	0	0	1	6	1	0
1 Lc W ³ GP	S	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	17	13	3	2	1	0	2	0	1	1	1	2
1 Lc W ³ GP	S	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	19	43	10	4	2	0	8	1	5	3	10	2
1 Lc W ³ GP	S	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	21	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	24	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	25	6	1	0	2	1	0	0	0	1	1	0
1 Lc W ³ GP	S	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	27	11	2	0	3	0	2	2	0	0	3	1
1 Lc W ³ GP	S	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	29	0	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0
1 Lc W ³ GP	S	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	31	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0
1 Lc W ³ GP	S	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	33	64	8	3	4	10	8	5	6	10	5	5
1 Lc W ³ GP	S	34	3	1	0	0	4	2	2	2	0	0	3
1 Lc W ³ GP	S	35	24	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	39	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	41	17	0	0	0	1	2	3	1	1	1	8
1 Lc W ³ GP	S	42	9	1	0	0	2	0	0	2	1	1	2
1 Lc W ³ GP	S	43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	45	11	0	2	0	2	1	1	3	0	0	2
1 Lc W ³ GP	S	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	51	3	1	0	0	1	0	0	0	3	0	0
1 Lc W ³ GP	S	52	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	56	4	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2
1 Lc W ³ GP	S	57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	60	16	1	0	1	0	1	2	0	1	1	2
1 Lc W ³ GP	S	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	64	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1 Lc W ³ GP	S	65	56	10	3	3	9	3	7	3	2	10	4
1 Lc W ³ GP	S	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	67	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1 Lc W ³ GP	S	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	69	22	2	3	4	1	3	0	0	4	5	1
1 Lc W ³ GP	S	70	7	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	73	21	5	1	2	0	3	2	0	5	2	1
1 Lc W ³ GP	S	74	0	1	1	2	0	0	0	0	2	0	2
1 Lc W ³ GP	S	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	78	2	0	1	1	0	0	0	2	6	0	1
1 Lc W ³ GP	S	79	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	81	4	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0
1 Lc W ³ GP	S	82	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	83	12	0	0	0	0	2	1	2	1	1	0
1 Lc W ³ GP	S	84	8	0	0	0	1	0	1	0	1	3	2
1 Lc W ³ GP	S	85	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1 Lc W ³ GP	S	86	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	87	0	0	0	0	2	1	1	1	2	0	1
1 Lc W ³ GP	S	88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	89	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
1 Lc W ³ GP	S	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	92	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	94	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0
1 Lc W ³ GP	S	95	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1 Lc W ³ GP	S	96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	98	11	0	2	2	1	1	0	0	3	3	2
1 Lc W ³ GP	S	99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	101	4	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	102	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	103	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	104	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	105	6	1	0	0	2	1	2	0	2	0	1
1 Lc W ³ GP	S	106	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	107	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	109	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	111	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	112	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	113	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	114	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	115	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
1 Lc W ³ GP	S	116	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1
1 Lc W ³ GP	S	117	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	119	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1 Lc W ³ GP	S	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	121	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	122	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	123	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 Lc W ³ GP	S	124											

THE INTERRELATIONS OF SOME ANTHOCYANE-FACTORS IN THE POTATO

by

M. J. SIRKS

(Instituut voor plantenveredeling, Wageningen, Holland)

(Received Nov. 30th 1928)

I. INTRODUCTION

While a number of our cultivated plants, of more or less importance for the plantbreeder, are submitted to repeated and rather intensive studies aiming to analyze their genotypical characters, the literature on inheritance in the potato is rather scarce. This lack of data is caused chiefly by some less favourable qualities of the potato from the view-point of the geneticist. The only advantage the potato has for such a study, is the possibility of vegetative propagation, the formation of clones, by which an individual of genotypical value can be kept year after year, so that the study of its morphological characters can be repeated. But on the other hand a number of disadvantages hinder an exact study of the genotypical foundations of its characters.

Firstly the heterozygous condition of all potato-varieties prevents the application of the usual methods of genetical analysis; each variety is heterozygous in a great number of mendelian factors, though not in all; homozygous individuals, pure lines can be obtained only by years of selfing, the crossing of two pure lines and the study of the segregation of the hybrids so obtained thus being practically impossible. Moreover a lot of work, connected with the obtention of such pure types, involving inbreeding, would lead to an accumulation of degenerative factors, so that the chance to obtain healthy homozygous material would be slight. The occurrence and the causes of the degeneration are highly important for the plantbreeder and for the ge-

neticist also, but at present the study of these phenomena is far more the task of the phytopathologist than of the geneticist. The impossibility to apply the usual methods of genetics, forces the geneticist to use other means: he is obliged to attempt to analyze the more or less complicated populations, obtained by selfing an individual possessing x heterozygous factors or from the cross of two x -heterozygous races. Evidently such an analysis is much hampered by lack of knowledge of the number of heterozygous factors present.

A second disadvantage for the genetical study of the potato is found in the occurrence of the degenerative phenomena mentioned above. Among the seedlings in all populations, obtained by selfing a variety of the potato or by crossing two of them, degenerated individuals occur in variable frequency; in crosses they are less frequent, but in no case entirely absent. These degenerative seedlings never grow up to normal individuals; their observable characters are always of questionable value, so that the numbers found in segregation are never reliable. Moreover those degenerative diseases have the further disadvantage that successive crops are more and more diseased and that, in some cases, the diseased individuals infect their neighbours.

Thirdly a hindrance for genetical studies lies in the highly variable character of flowering among the diverse offspring of even a single individual. Potato-plants flower or they do not; they produce sound pollen or they do not; their ovaries contain normal ovules or these are more or less sterile; their fertilization results into well developed fruits or the fruits drop before reaching full maturity. As the external or internal causes, which regulate these different processes of flowering and of fruiting, are almost unknown, they will remain for a long time still a disagreeable circumstance for the work of the geneticist. Moreover the occurrence of partial sterility in pollen- or in eggcells may be due to certain genotypical constitutions for instance in such a way that gametes of certain genotypes degenerate always so that the offspring obtained does not give a true picture of the potential polymorphism, which would be realised when no sterile gametes were formed.

A further difficulty lies in the fact that potato-plants require much space (4 plants to the square metre) so that large fields requiring much labour are necessary and the large surface stands in the way of an easy survey. Yet a numerous offspring must be obtained; as data furnished by small generations of under 100 individuals are without

any value. The storing of the tubers during winter takes much more room, than in the case of seedplants and they must be treated with great care, as some of their characters (colour of the sprouts, colour of the flesh) can change considerably during the time of storage.

An other great difficulty lies in the highly complicated nature of the segregations and in the occurrence of budvariations, which in some cases are very frequently observed; their occurrence seems to be much more common than was hitherto suspected and this instability of characters transmitted by vegetative propagation is again a strong hindrance to an accurate determination of the genotypical factors which come into play. So it cannot be wondered at that but a limited number of geneticists have tried to study the genotypical constitution of the potato and that their results thusfar are rather scarce.

Among the geneticists, who have begun studies on the potato, but of whom some have abandoned this study after the publication of a few preliminary notes, we must mention: EAST (1907—1910), HERIBERT—NILSSON (1913), SALAMAN (1910—1926), V. GRAEVENITZ (1921), STUART (1915), K. O. MILLER (1921, 1927), ASSEYEVA (1927), while a number of other papers contain but occasional observations, the accumulation and coordination of which may perhaps lead to some reliable conclusions. The latest surveys of the available data can be found in the publications of FRUWIRTH (1925) and of SALAMAN (1926).

In the following notes some additional data are given, which have been obtained by rather extensive studies in the years 1924—1927. The colourfactors discussed here have been studied in a number of cultures, obtained by selfing the following varieties and from twelve different crosses:

Varieties

- | | |
|-----------------------------|---------------------------|
| 1. Bishop. | 11. Flourball seedling 2. |
| 2. Botergele. | 12. „ „ 3. |
| 3. Cymballs neue Imperator. | 13. „ „ 4. |
| 4. Deodara. | 14. „ „ 5. |
| 5. Eigenheimer blauwe. | 15. „ „ 6. |
| 6. „ witte. | 16. „ „ 7. |
| 7. „ mannetjes. | 17. „ „ 8. |
| 8. Energie. | 18. „ „ 9. |
| 9. Flourball . | 19. „ „ 10. |
| 10. „ seedling 1. | 20. „ „ 11. |

21. Flourball seedling	12.	45. Roode Industrie seedling	5.
22. " "	13.	46. " " "	6.
23. " "	14.	47. " " "	7.
24. " "	15.	48. " " "	8.
25. " "	16.	49. " " "	9.
26. Franschen.		50. " " "	10.
27. Geeltjes.		51. Shamrock.	
28. Groninger Kroon.		52. " seedling	1.
29. Hindenburg.		53. " "	2.
30. Jubel.		54. " "	3.
31. Kruisling.		55. " "	4.
32. Opperdoesche.		56. " "	5.
33. Pepo.		57. " "	6.
34. Rensema Jammen.		58. " "	7.
35. " " seedling	1.	59. " "	8.
36. " " "	8.	60. " "	9.
37. " " "	9.	61. " "	10.
38. " " "	11.	62. " "	11.
39. " " "	17.	63. " "	12.
40. Roode Industrie.		64. Succes.	
41. " " seedling	1.	65. Thorbecke I.	
42. " " "	2.	66. " II.	
43. " " "	3.	67. Tox Jammen.	
44. " " "	4.	68. " " seedling	13.
		69. Triumph.	

Crosses :

- I. Flourball × Franschen.
- II. " × Hindenburg.
- III. " × Jubel.
- IV. " × Kruisling.
- V. Roode Industrie × Franschen.
- VI. " " × Hindenburg.
- VII. " " × Jubel.
- VIII. " " × Kruisling.
- IX. Shamrock × Franschen.
- X. " × Hindenburg.
- XI. " × Jubel.
- XII. " × Kruisling.

Among these varieties three were red-skinned types (Flourball, Roode Industrie and Shamrock); the others had white tubers. A number of seedlings from the red-skinned varieties were kept during three years and produced in their second or third year a second-generation offspring. One variety with blue skinned tubers (Eigenheimer blauwe) is counted as a whiteskinned race, on account of its genotypical behaviour, which will be discussed later.

The plants used formed part of the collection of potato-varieties of the State Institute for Plantbreeding in Wageningen. Isolation and protection against spontaneous cross-pollination by insects or by aircurrents is in my experience and under the conditions in my cultures, quite superfluous. In more than 300 castrated flowers on plants belonging to well-fruited varieties, which were not pollinated artificially, but kept open to accidental cross-pollination, not one positive result was observed; none of these flowers produced even but a single berry. Moreover, isolation of inflorescences by means of parchment or muslin bags, always caused the young fruits to drop and a high decrease of the number of ripe fruits. The seeds were sown in seedpans in hothouses at about 25° C.; two weeks later the seedlings were transplanted into new soil in pans; afterwards these pans with seedlings were put into cold houses and after some hardening there the young plants again were transplanted into the free soil in these cold houses and at last in the second half of May they were planted in the open. In most cases want of time or want of area caused a decrease of the number of plants, so that the numbers of seedlings generally were larger than those of fullgrown plants. All fullgrown plants were studied during the whole season; in the last days of August or the beginning of September the tubers of these yearlings were harvested and they were replanted in the next spring for a renewed study of their characters. It might seem desirable to harvest the tubers at an earlier date, for instance in the first half of August to protect them against the attack of various diseases; possibly this could be done with older plants, but in the first year of its existence a potato-seedling never develops so rapidly, that its tubers reach a state of sufficient maturity before the end of August.

The studies concerned chiefly the development of anthocyanine in seedlings, leaf axils, young and old internodes, skins, eyes and sprouts. These characters were studied in a qualitative way only; the colour

if present may be blue (purple) or red, but its degree of development is highly variable, partly caused by genotypical differences, partly by modifications of external circumstances or by diseases. In seedlings the differences between blue, red and green individuals are rather easily observed; the colour reaches its maximum of development at the upper end of the hypocotyle, just beneath the cotyledons. Blue anthocyanine always gives a darker and deeper impression than red colours do; the latter being more bright and clear. The chlorophyll in seedlings is not so intensely coloured, that its presence is a hindrance to the discrimination between blue and red. In leaf-axils the development of anthocyanine is strongest below the petioles, but a tinge of colour extends above them. Here the discrimination between blue and red is not always easy as the darker colour of the chlorophyll in the stems changes both colours into opaque, more or less brownish modifications, which can be discerned in some cases only by long experience. The same difficulty is met with in the coloration of the internodes; but here the judgment is harder still for two causes: the development of anthocyanine is here more influenced by external conditions, so that a very small quantity can be easily overlooked and its development is greatly dependent upon the age of the stem. In the beginning my results were greatly obscured by judging the colour of the internodes at a rather indifferent stage of development; as close inspection however showed the difference between young internodes (until 10 weeks of age) and older ones, the judging of all plants was repeated several times during the season. In tubers the colours blue, red and white (colourless) can be determined very easily; some cases were found, in which the colour was so faint, that it could be overlooked, but in these dubious cases the result was always registered as positive. For the greater part the coloured tubers in my researches were full-coloured; in some exceptional progenies however white-skinned tubers were found, in which a ring of blue or red anthocyanine had been developed around the eyes; this character which has been designed as eye-colour in coloured tubers could not be listed separately, but we are entitled to assume its general presence in these type of tubers. Finally the development of anthocyanine was studied in young sprouts, developed by the tubers in the second half of the resting-period and which are strongly influenced by external factors such as light; here the judging is facilitated by the absence of green colour,

so that a close inspection may give rather conclusive data. Though the mass of data obtained in my researches is not inconsiderable, the results and the conclusions must be accepted with a certain reservation. Every one, who has at some time or other been engaged in a study of this kind, will agree with me, that the judging of such seemingly simple characters as anthocyanine-colours in the potato requires a sharp power of discrimination and long experience.

II. RESULTS AND CONCLUSIONS

At first sight the segregations obtained seemed to form a chaotic mass of data, which would not allow any definite conclusions concerning their genotypical character. On closer inspection however especially of the first- and second-generation offspring from the three red-tubered varieties studied, some hypotheses could be hazarded.

The simplest ratios of segregation have been observed among the offspring from *Roode Industrie*. They are shown on table I, which compares them with the theoretical proportions, giving a very close agreement in the case of the segregation red: white, which occurred in the young and in the old internodes, in the skins and in the eyes. A blue colour has never been observed in these parts; the original variety segregates rather exactly in the ratio 3 : 1 and thus proved to be heterozygous in one factor only. This regularity was met again in the families of the second-generation, which were homozygous red or homozygous colourless or heterozygous red-white in a monohybrid way in all four parts mentioned above. It is true that the numbers obtained in the case of the young internodes deviated somewhat from the expectations, but these deviations were so small so that they probably may be ascribed to errors in judging. Thus the conclusion is drawn, that the segregation in *Roode Industrie* in the red colouring matter present in young and old internodes, in skins and in eyes depends upon a single factor *R* present in a heterozygous condition. A further study of the segregations observed in the seedlings, in the axils and in the sprouts shows the possible appearance of a blue colour in these parts, which colour always was of a deeper tinge than the red

TABLE I. First- and second-generation offspring from Roode Industrie.

Family	seedlings			axils			young internodes			old internodes			skins			eyes			sprouts			Probable formulas
	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	
40	Observed Theoretical Expected	79 1 74	889 12 887	215 3 222	42 3 45	188 12 182	12 1 15	— — —	187 3 182	55 1 60	— — —	187 3 182	55 1 60	— — —	187 3 182	55 1 60	— — —	187 3 182	55 1 60	— — —	44 3 45	Bb DD pp Rr SS
41	Observed Theoretical Expected	— — —	193 — 193	— — —	— — —	122 — 122	— — —	122 — 122	— — —	— — —	— — —	122 — 122	— — —	— — —	122 — 122	— — —	— — —	122 — 122	— — —	— — —	— — —	
42	Observed Theoretical Expected	— — —	235 — 235	— — —	— — —	141 — 141	— — —	141 — 141	— — —	— — —	— — —	141 — 141	— — —	— — —	141 — 141	— — —	— — —	141 — 141	— — —	— — —	— — —	(Bb) DD pp RR SS
44	Observed Theoretical Expected	— — —	167 — 167	— — —	— — —	111 — 111	— — —	111 — 111	— — —	— — —	— — —	111 — 111	— — —	— — —	111 — 111	— — —	— — —	111 — 111	— — —	— — —	— — —	
45	Observed Theoretical Expected	— — —	206 — 203	65 1 68	— — —	143 3 145	50 1 48	— — —	143 3 145	50 1 48	— — —	143 3 145	50 1 48	— — —	143 3 145	50 1 48	— — —	143 3 145	50 1 48	— — —	53 1 48	bb DD pp Rr SS
47	Observed Theoretical Expected	— — —	193 — 196	68 — 65	— — —	127 3 131	47 1 43	— — —	127 3 131	47 1 43	— — —	127 3 131	47 1 43	— — —	127 3 131	47 1 43	— — —	127 3 131	47 1 43	— — —	51 1 43	
46	Observed Theoretical Expected	66 1 62	193 3 187	— — —	44 1 38	108 3 114	— — —	— — —	111 3 114	41 1 38	— — —	111 3 114	41 1 38	— — —	111 3 114	41 1 38	— — —	111 3 114	41 1 38	— — —	109 1 114	BB DD pp Rr SS
43	Observed Theoretical Expected	16 1 18	222 12 230	55 3 55	35 3 32	128 12 129	9 1 11	— — —	128 3 129	44 1 43	— — —	128 3 129	44 1 43	— — —	128 3 129	44 1 43	— — —	128 3 129	44 1 43	— — —	34 1 32	
48	Observed Theoretical Expected	18 1 17	209 12 206	47 3 51	37 3 35	134 12 139	15 1 12	— — —	138 3 140	48 1 46	— — —	138 3 140	48 1 46	— — —	138 3 140	48 1 46	— — —	138 3 140	48 1 46	— — —	39 1 35	Bb DD pp Rr SS
49	Observed Theoretical Expected	76 1 74	— — —	222 3 223	163 3 160	— — —	50 1 53	— — —	213 3 213	— — —	— — —	213 3 213	— — —	— — —	213 3 213	— — —	— — —	213 3 213	— — —	— — —	158 1 160	Bb DD pp rr SS
50	Observed Theoretical Expected	185 — 185	— — —	— — —	145 — 145	— — —	— — —	— — —	145 — 145	— — —	— — —	145 — 145	— — —	— — —	145 — 145	— — —	— — —	145 — 145	— — —	— — —	143 1 145	BB DD pp rr SS

one. Red colour in these parts was found in the majority of the individuals; next in number were the green individuals (colourless = W) as regards seedlings and sprouts, the blue coloured ones however in respect to the axils. In the first-generation offspring it is difficult to come to a decision upon the theoretical ratio's; a study of the second-generation families is necessary. The second-generation families, which are homozygous for the factor R (numbers 41, 42 and 44) are also homozygous for the factor which causes the colour of the seedlings, axils and sprouts, so that R is evidently responsible for red colour in all parts of the plant. This view is supported by those families (numbers 45 and 47), which segregate 3 reds: 1 colourless for all parts and therefore must be Rr . There is one family (50) however in which the internodes, skins and eyes are colourless (rr), while the seedlings, axils and sprouts are blue and remain blue in selfed offspring. We may therefore assume the presence of a factor B , in a homozygous state, which causes the appearance of a blue colour in seedlings, axils and sprouts. The other family rr (49) shows a blue: colourless segregation in these parts, in the axils quite normally 3 blue: 1 green, in seedlings and sprouts however inversely 1 blue: 3 green. Though at first sight this behaviour is confusing, there is now full evidence, that the blue colour in the axils, in seedlings and in sprouts is caused by one and the same factor B , which in a heterozygous state produces a blue colour in the axils only, while its action in seedlings and sprouts is without visible effect, so that there the green colour appears to be dominant. This Bb -plants have green seedlings, blue axils and green sprouts and segregate for seedlings and sprouts in the ratio 3 green: 1 blue, for axils as 3 blue: 1 green. In my opinion we may consider this phenomenon as a shift of dominance, caused by the aging of the individual or of the tissue, in which the colour is developed; as the tissues of seedlings and sprouts are younger than those leaf-axils of older plants. This case can then be compared with the shift of dominance described by Miss TAMMES (1926) in the flower of *Dianthus barbatus*, in which the heterozygous individuals bear flowers, which at the moment of opening are white, but gradually develop some anthocyanine, so that the flower finally turns red; homozygous plants have flowers, which are already red in the bud. In her material, Miss TAMMES considers the heterozygous factor to be an enzyme (oxidase); in the potato thusfar it is uncertain, whether

the so-called *B*-factor is an enzyme or a chromogene, though most probably it here also has the character of an oxidase.

The family 46 shows a behaviour, which may be explained by the above assumptions; the presence of the *R* and *r* factors causes the seedlings, axils and sprouts to segregate into 3 reds : 1 not-red, the non-reds however are coloured blue by the homozygous presence of the *B*-factor. It may therefore be concluded that the *R*-factor, if present, is epistatic to the *B*-factor in seedlings, axils and sprouts, so that *RrBB*- and *RRBB*-plants have phaenotypically red seedlings etc. When these conclusions should turn out to be correct, the proportions of blue, red and colourless in the first-generation family (40) and in the two second-generation families (43 and 48) may now be explained in a satisfactory manner; their segregation 3 : 1 in internodes, skins and eyes proves their constitution to be *Rr*, while the large minority of blues in seedlings and in sprouts and the minority with colourless axils are proof that the *B* factor is present in a heterozygous condition. The theoretical ratio's, in which a *BbRr*-individual should segregate, are in seedlings and sprouts 1 blue (*B*) : 12 red (*R*) : 3 colourless (*W*), while in axils these ratio's should be 3 blue : 12 red : 1 colourless. The ratio's actually observed as given in table I are in accordance with this assumption.

The offspring from Shamrock and from its descendants (table II) are somewhat more complicated than those from Roode Industrie. Firstly the segregation red vs. white in young and old internodes, skins, and eyes is not identical; while in the case of young and old internodes no other constitutions could be detected than homozygous red, heterozygous red segregating in the ratio 3 : 1 or homozygous green, the ratio in skins and eyes is sometimes 9 reds : 7 colourless. This proportion is found only in some of those families, in which the internodes segregate in 3 : 1, so that the conclusion may be drawn, that the red colour in skins and eyes depends not only upon the factor *R*, but also upon a second factor, to be called *S*. The presence of both factors *R* and *S* is necessary for the development of anthocyanine in skins and eyes, that of *R* alone suffices to produce a red colour in young and old internodes. Consequently we get these constitutions:

	skins and eyes	young and old internodes
<i>RS</i>	red	red
<i>Rs</i>	green	red
<i>rS</i>	green	green
<i>rs</i>	green	green

As to the colour of seedlings, axils and sprouts the most striking phenomenon is that, with one exception only, all plants (about 2600) are red in these parts. Nothing more can be learned from the families 53, 54, 56, 58 and 63 on account of the homozygous nature of the *R*-factor which is proven by the constancy of the colour of the young and old internodes and which is also responsible for the absence of segregation in the other three characters (seedlings, axils and sprouts). Neither gives family 57 any further indication, as both the factors *R* and *S* are heterozygous in it, and thus the 3 : 1-segregation in seedlings etc. can be ascribed to the *Rr*-constitution. Family 59 however opens some new aspects, as here the red colour in seedlings, axils and sprouts was found to be homozygous red notwithstanding the segregative character of the red colour in the middle groups. From this fact we may conclude, that the red colour in seedlings, axils and sprouts is the result of a separate factor (not *R* or *S*), to be called *C* and which should be assumed to be homozygous in these plants. Further evidence of the occurrence of this *C*-factor is furnished by family 62, in which the *R*-factor is in a homozygous recessive state *rr*, for young and old internodes are all green. Here the axils segregate in the proportion 3 reds : 1 uncoloured, while the seedlings and the sprouts show again a dominant green with a segregation 3 colourless : 1 red. These segregations point to the heterozygous nature of the assumed *C*-factor (*Cc*) and to analogy in behaviour of this *C* and the *B*-factor, which was found in the Roode Industrie.

The remaining families 52, 55 and 60 agree rather well with this assumption. They segregate for axils according to 15 red : 1 colourless and for seedlings and sprouts approximately in the ratio 13 : 3. Family 52 is heterozygous *Rr* as proven by the 3 : 1-segregation in young and old internodes, and besides must be *Cc*; a dihybrid segregation should therefore occur; it actually produced for the axils the

ratio 15 : 1 and for the seedlings and sprouts 13 : 3, if we assume that the *Ccrr*-individuals are green. The segregations in the families 55 and 60 (in which the *S*-factor also is heterozygous) support these conclusions.

The segregations in the offspring from Shamrock and from its descendants thus seem to prove:

- 1) that the red colour in young and old internodes is dependent upon one factor *R*;
- 2) that the red colour in skins and in eyes is caused by two factors *R* and *S*, which can reveal their influence only, when both factors are present together; as a necessary result we have to assume the homozygous presence of this *S*-factor in the variety Roode Industrie;
- 3) that the red colour in seedlings, axils and sprouts can be produced by the above-named factor *R*, but also by a separate factor *C*, which *C*-factor shows a behaviour analogous to the *B*-factor, found in the Roode Industrie; in heterozygous state it is the cause of shifting dominance with the result, that *Ccrr*-plants are green as seedlings and in their sprouts, but have red axils.

A third type is formed by the families, which have been produced by Flourball and its descendants (table III). A comparison of all frequencies of red : white in the fourth column "old internodes" gives a satisfactory confirmation of the hypothesis, that the red colour in these parts is caused by one factor only (*R*), while all heterozygous parents segregate 3 red : 1 uncoloured. The colour of the eyes in the tubers appears to be the result of two co-operating factors (*R* and *S*), which must be present together for the production of the red phenotype, as is shown by the proportions of segregation 3 : 1 and 9 : 7.

The segregations in young internodes however are here not conform with those in old internodes, nor with those in the eyes. The most complicate segregation is 9 red : 7 colourless and besides there are segregations 3 : 1, homozygous red and homozygous uncoloured families. Segregation 9 : 7 occurs in those families only, in which old internodes segregate 3 : 1, so that the factor *R* is here heterozygous. The proportion 9 : 7 however depends upon two heterozygous and co-operating factors. The situation is analogous to that for the red colour in eyes, but the factor which co-operates with *R* is here another. We must assume therefore the existence of a third factor for anthocyanine-formation, to be called *D*, which causes the development of

TABLE III. First- and second-generation

Spring from Flourball.

TABLE III. First- and second-generation													inspiring non											
Family		seedlings			axils			young internodes			old internodes			skins			eyes			sp outs			Probable formulas	
		B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W		
9	Observed	46	224	135	111	183	29	—	178	147	—	248	76	—	141	182	—	179	144	42	181	100	$Bb Dd pp Rr Ss$	
	Theoretical	7	36	21	21	36	7	—	9	7	—	8	1	—	27	37	—	9	7	7	36	21		
	Expected	44	228	133	106	182	35	—	182	141	—	242	81	—	136	187	—	182	141	35	182	106		
20	Observed	—	194	—	—	130	—	—	131	—	—	131	—	—	96	35	—	96	35	—	131	—	$(Bb) DD pp RR Ss$	
	Theoretical	—	x	—	—	x	—	—	x	—	—	x	—	—	3	1	—	3	1	—	x	—		
	Expected	—	194	—	—	131	—	—	131	—	—	131	—	—	98	33	—	98	33	—	131	—		
21	Observed	—	181	35	—	132	51	—	130	53	—	183	—	—	135	48	—	183	—	—	132	51	$bb Dd pp RR SS$	
	Theoretical	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	x	—	—	3	1	—	x	—	—	3	1		
	Expected	—	177	59	—	137	46	—	137	46	—	183	—	—	137	46	—	183	—	—	137	46		
16	Observed	—	145	46	—	100	35	—	98	37	—	102	88	—	102	33	—	102	33	—	100	35	$bb DD pp Rr SS$	
	Theoretical	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	3	1		
	Expected	—	143	48	—	101	34	—	101	34	—	101	34	—	101	34	—	101	34	—	101	34		
13	Observed	35	127	—	32	85	—	—	84	33	—	89	28	—	89	28	—	89	28	—	28	90	$BB DD pp Rr SS$	
	Theoretical	1	3	—	1	3	—	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	1	3		
	Expected	40	122	—	29	88	—	—	88	29	—	88	29	—	88	29	—	88	29	—	29	88		
14	Observed	—	117	86	—	85	61	—	78	68	—	112	34	—	63	83	—	80	66	—	80	66	$bb Dd pp Rr Ss$	
	Theoretical	—	9	7	—	9	7	—	9	7	—	3	1	—	27	37	—	9	7	—	9	7		
	Expected	—	114	89	—	82	64	—	82	64	—	110	36	—	62	84	—	82	64	—	82	64		
15	Observed	35	99	—	27	71	—	—	71	27	—	98	—	—	54	44	—	72	26	—	22	76	$BB DD pp RR Ss$	
	Theoretical	1	3	—	1	3	—	—	3	1	—	x	—	—	9	7	—	3	1	—	1	3		
	Expected	33	101	—	24	74	—	—	74	24	—	98	—	—	55	43	—	74	24	—	24	74		
11	Observed	45	127	—	33	107	—	—	103	37	—	106	84	—	78	62	—	78	62	—	37	103	$BB DD pp Rr Ss$	
	Theoretical	1	3	—	1	3	—	—	3	1	—	3	1	—	9	7	—	9	7	—	1	3		
	Expected	43	129	—	35	105	—	—	105	35	—	105	85	—	79	61	—	79	61	—	35	105		
19	Observed	94	113	—	71	97	—	—	91	77	—	123	45	—	74	94	—	90	78	—	72	96	$BB DD pp Rr Ss$	
	Theoretical	7	9	—	7	9	—	—	9	7	—	3	1	—	27	37	—	9	7	—	7	9		
	Expected	91	116	—	73	95	—	—	95	73	—	126	42	—	71	97	—	95	73	—	73	95		
10	Observed	8	105	30	23	92	13	—	94	34	—	128	—	—	73	55	—	85	35	—	10	101	$Bb Dd pp RR Ss$	
	Theoretical	1	12	3	3	12	1	—	3	1	—	x	—	—	9	7	—	3	1	—	1	12		
	Expected	9	107	27	24	96	8	—	96	32	—	128	—	—	72	56	—	96	32	—	8	96		
18	Observed	12	136	37	26	123	9	—	118	40	—	122	36	—	85	73	—	85	73	—	9	116	$Bb DD pp Rr Ss$	
	Theoretical	1	12	3	3	12	1	—	3	1	—	3	1	—	9	7	—	9	7	—	1	12		
	Expected	11	139	35	30	118	10	—	119	39	—	119	39	—	89	69	—	89	69	—	10	11		
12	Observed	23	100	61	47	74	12	—	72	61	—	103	30	—	55	78	—	77	56	—	11	80	$Bb Dd pp Rr Ss$	
	Theoretical	7	36	21	21	36	7	—	9	7	—	3	1	—	27	37	—	9	7	—	7	36		
	Expected	20	104	60	44	75	4	—	75	58	—	100	33	—	56	77	—	75	58	—	14	75		
17	Observed	31	146	80	63	119	22	—	110	94	—	157	47	—	83	121	—	120	84	—	24	118	$Bb DD pp Rr Ss$	
	Theoretical	7	36	21	21	36	7	—	9	7	—	3	1	—	27	37	—	9	7	—	7	36		
	Expected	28	145	84	67	115	22	—	115	89	—	153	51	—	86	118	—	115	89	—	22	115		
25	Observed	—	132	51	—	113	34	—	109	38	—	113	34	—	—	147	—	—	147	—	—	113	$bb DD pp Rr Ss$	
	Theoretical	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	3	1	—	—	x	—	—	x	—	—	3		
	Expected	—	137	46	—	110	37	—	110	37	—	110	37	—	—	147	—	—	147	—	—	110		
23	Observed	52	187	—	50	137	—	—	127	50	—	142	45	—	—	187	—	—	187	—	—	49	$BB DD pp Rr Ss$	
	Theoretical	1	3	—	1	3	—	—	3	1	—	3	1	—	—	x	—	—	x	—	—	1		
	Expected	60	179	—	47	140	—	—	140	47	—	140	47	—	—	187	—	—	187	—	—	47		
24	Observed	50	—	143	115	—	42	—	—	157	—	—	157	—	—	157	—	—	157	—	—	36	$Bb Dd pp rr SS$	
	Theoretical	1	—	3	1	—	3	—	—	x	—	—	x	—	—	x	—	—	x	—	—	1		
	Expected	48	—	145	118	—	39	—	—	157	—	—	157	—	—	157	—	—	157	—	—	39		
22	Observed	171	2	—	136	—	—	—	136	—	—	98	38	—	—	x	—	—	9	7	—	x	$BB dd pp Rr Ss$	
	Theoretical	x	—	—	x	—	—	—	x	—	—	3	1	—	—	x	—	—	9	7	—	x		
	Expected	173	—	—	136	—	—	—	136	—	—	102	34	—	—	136	—	—	77	59	—	136		

anthocyanine in young internodes, but not in the eyes of the tubers for which *S* is responsible.

This assumption is corroborated by the segregation in skincolour. It was assumed above, that this colour depended upon the presence of both the factors *R* and *S*, but the study of the offspring from Flourball led to the more elaborate assumption, that this colour is of a trifactorial character. Beside segregations 3 : 1 and 9 : 7 we meet here also segregations 27 red : 37 colourless, which proves the action of three co-operating factors for skin-colour. There is full evidence, that this third factor is the same factor *D*, which has been found above as the partial cause of the colour in young internodes.

We may therefore now state, that three factors *D*, *R* and *S* are responsible for the occurrence of red colour in the skin and that the factors *D* and *S* are certainly homozygous in the variety Roode Industrie, while *D* alone is homozygous in the variety Shamrock.

In this way we get the following colours in the organs considered here:

	young internodes	old internodes	skins	eyes
<i>DRS</i>	red	red	red	red
<i>DRs</i>	"	"	white	white
<i>DrS</i>	green	green	"	"
<i>Drs</i>	"	"	"	"
<i>dRS</i>	"	red	"	red
<i>dRs</i>	"	"	"	white
<i>drS</i>	"	green	"	"
<i>drs</i>	"	"	"	"

In regard to the colours in seedlings, axils and sprouts the segregations here show again the occurrence of a blue colour in these organs, which phenomenon has been observed also in the offspring from Roode Industrie. Some families (numbers 20, 16, 25, 11, 13, 23, 18 and 24) showed segregations allowing no further conclusions than those, which have already been drawn: family 20 may be considered as *RR* on account of its constantly red old internodes and by this the constancy of red in its seedlings, etc. can be explained; the parents of families

16 and 25 can be determined as Rr by the segregation occurring in old internodes and they show this same character in the 3 : 1-segregation in seedlings etc.; the families 11, 13 and 23 again gave segregations, such as we saw already in the offspring from Roode Industrie, to wit a segregation 3 red : 1 colourless in old internodes and 1 blue : 3 reds in seedlings etc., by which a genotypical constitution $BBRr$ is proven. The behaviour of family 18 can be explained also by the assumptions, derived from Roode Industrie, and its constitution can be assumed to be $BbRr$, while the same can be assumed of family 24, whose parent must have been $Bbrr$.

The results obtained from the remaining families cannot be explained with the conclusions thus far drawn. Three families (21, 15, 10) are found, in which the constant red in old internodes shows the homozygous nature of the factor RR , while the seedlings etc. segregate. Besides in family 22, in whose parent R was heterozygous, no epistatic character due to this R -factor over the blue colour in seedlings etc. could be observed. The behaviour of these four families, as well as that of the original parent and the remaining four second-generation families (12, 14, 17, 19) can be interpreted by assuming a co-operation between one of the two factors, which help R to produce red colour in the skins, and R , so that this co-operation as a whole is responsible for the occurrence of anthocyanine in seedlings etc. We are at liberty to choose between D and S and prefer D for various reasons. Firstly in family 22 the red colour in eyes (9 : 7) depends upon two heterozygous factors, and as such we have to take R and S on account of the results obtained in Shamrock. The blue colour in seedlings however is here constant and not covered by red, so that the conclusion must be drawn, that the co-operation between R and S is not sufficient to act epistatically over B . Therefore a co-operation of R with D may be assumed, as their co-operation has been found to be the cause of the production of anthocyanine in the young internodes. This assumption gives indeed a really good explanation of the segregations in the families 21, 15, 14 and 19, for which the formulas $bbDdRR$, $BbDdRR$, $bbDdRr$ and $BbDdRr$ agree fully with the results obtained, as far as the colour in seedlings etc. is concerned. Furthermore the behaviour of family 10 agrees sufficiently with the formula $BbDdRR$ (Bb again showing shifting dominance in seedlings and sprouts) and for the families 12 and 17, which seem to be identical

Family	seedlings			axils			young internodes			old internodes			skins			eyes			sprouts	Probable formulas				
	B	R	B'	B	R	B'	B	R	B'	B	R	B'	B	R	B'	B	R	B'						
68	Observed	641	—	—	—	—	242	—	—	—	242	—	—	—	242	—	—	—	242	—	{BC b} DD PP (Rr) ss			
	Theoretical	x	—	—	—	—	x	—	—	—	x	—	—	—	x	—	—	x	—					
	Expected	641	—	—	—	—	242	—	—	—	242	—	—	—	242	—	—	—	242	—				
33	Observed	—	239	—	—	—	—	96	80	—	—	139	47	—	—	176	—	—	176	—	CC Dd Pp Rr ss			
	Theoretical	—	x	—	—	—	x	—	—	—	—	3	—	—	x	—	—	x	—					
	Expected	—	239	—	—	—	—	176	—	—	—	132	44	—	—	176	—	—	176	—				
37	Observed	—	949	7	—	—	—	229	113	—	—	185	57	—	—	242	—	—	242	—	CC Dd Pp Rr ss			
	Theoretical	x	7	—	—	—	x	—	—	—	3	—	—	—	x	—	—	x	—					
	Expected	—	956	—	—	—	—	242	—	—	—	182	60	—	—	242	—	—	242	—				
30	Observed	301	112	—	—	—	232	85	—	—	—	347	—	—	—	347	—	—	257	90	BC (Dd) Pp rr (Ss)			
	Theoretical	3	1	—	—	—	3	—	—	—	x	—	—	—	x	—	—	3	—					
	Expected	310	103	—	—	—	260	87	—	—	—	347	—	—	—	347	—	—	260	87				
67	Observed	815	—	264	—	—	175	—	67	—	180	—	62	—	—	212	—	—	181	—	bb DD Pp rr ss			
	Theoretical	3	—	1	—	—	3	—	—	3	—	—	—	—	—	242	—	—	182	—				
	Expected	809	—	270	—	—	182	—	60	—	182	—	60	—	—	242	—	—	182	—				
69	Observed	—	981	320	—	—	—	702	223	—	—	995	—	—	—	925	—	—	—	690	235	bb Dd Pp RR ss		
	Theoretical	—	3	1	—	—	—	3	—	—	x	—	—	—	—	925	—	—	—	694	231			
	Expected	—	976	325	—	—	—	694	231	—	—	995	—	—	—	925	—	—	—	694	231			
35	Observed	—	167	489	—	—	—	185	57	—	—	242	—	—	—	242	—	—	—	63	179	Cc dd Pp RR ss		
	Theoretical	—	1	3	—	—	—	3	—	—	x	—	—	—	x	—	—	x	—	—	60		182	
	Expected	—	164	492	—	—	—	182	60	—	—	242	—	—	—	242	—	—	—	60	182			
27	Observed	—	61	210	—	—	—	151	47	—	198	—	151	47	—	198	—	—	—	46	152	Cc dd Pp Rr ss		
	Theoretical	—	1	3	—	—	—	3	—	—	x	—	—	—	x	—	—	x	—	—	49		149	
	Expected	—	68	203	—	—	—	149	49	—	—	198	—	149	49	—	198	—	—	49	149			
29	Observed	—	211	45	—	—	—	183	16	—	—	199	—	—	—	199	—	—	—	164	35	Cc Dd Pp RR ss		
	Theoretical	—	13	3	—	—	—	15	1	—	—	x	—	—	x	—	—	x	—	—	13		3	
	Expected	—	208	48	—	—	—	187	12	—	—	199	—	—	—	199	—	—	—	164	35			
34	Observed	—	203	50	—	—	—	186	10	—	—	196	—	—	—	196	—	—	—	154	42	Cc Dd Pp RR ss		
	Theoretical	—	13	3	—	—	—	15	1	—	—	x	—	—	x	—	—	x	—	—	13		3	
	Expected	—	206	47	—	—	—	184	12	—	—	196	—	—	—	196	—	—	—	159	37			
2	Observed	—	980	236	—	—	—	804	67	—	—	646	225	—	—	871	—	—	—	713	158	Cc Dd Pp Rr ss		
	Theoretical	—	13	3	—	—	—	15	1	—	—	3	—	—	x	—	—	x	—	—	13		3	
	Expected	—	988	228	—	—	—	817	54	—	—	653	218	—	—	871	—	—	—	708	163			
38	Observed	—	589	149	—	—	—	281	21	—	—	176	66	—	—	242	—	—	—	199	43	Cc Dd Pp Rr ss		
	Theoretical	—	13	3	—	—	—	15	1	—	—	3	—	—	x	—	—	x	—	—	13		3	
	Expected	—	600	138	—	—	—	227	15	—	—	182	60	—	—	242	—	—	—	197	45			

1	Observed Theoretical	298 239	— 175 150	— 176 149	— 248 76	— 324	— 324	— 178 147	} <i>bb</i> <i>Dd Pp Rr ss</i>
38	Expected	— 9 7	— 9 7	— 9 7	— 3 1	— 324	— 324	— 9	
	Observed	302 235	— 183 142	— 183 142	— 243 81	— 324	— 324	— 183 142	
84	Theoretical	178 132	— 138 104	— 134 108	— 183 59	— 242	— 242	— 132 110	
	Expected	— 9 7	— 9 7	— 9 7	— 3 1	— 242	— 242	— 9 7	
86	Observed	174 136	— 136 106	— 136 106	— 182 60	— 242	— 242	— 136 106	
	Observed	602 304	— 213 29	— 135 107	— 180 62	— 242	— 242	— 180 62	
86	Theoretical	— 43 21	— 57 7	— 9 7	— 3 1	— 242	— 242	— 43 21	
	Expected	609 297	— 216 26	— 136 106	— 182 60	— 242	— 242	— 163 79	
3	Observed	580 245	— 219 23	— 133 109	— 186 56	— 242	— 242	— 161 81	
	Theoretical	— 43 21	— 57 7	— 9 7	— 3 1	— 242	— 242	— 43 21	
31	Expected	514 251	— 216 26	— 136 106	— 182 60	— 242	— 242	— 163 79	
	Observed	793 219 64	411 108 36	415 100 40	423 101 31	— 555	— 555	419 105 3	
4	Theoretical	12 3 1	12 3 1	12 3 1	12 3 1	— 555	— 555	12 3 1	
	Expected	807 202 67	416 104 35	416 104 35	416 104 35	— 555	— 555	416 104 35	
81	Observed	243 61 17	176 57 3	172 42 22	174 45 17	— 236	— 236	172 52 12	
	Theoretical	48 13 3	48 15 1	12 3 1	12 3 1	— 236	— 236	48 13 3	
4	Expected	241 65 15	177 55 4	177 44 15	177 44 15	— 236	— 236	177 48 11	
	Observed	200 72 77	108 81 17	113 27 66	146 45 15	— 206	— 206	117 41 48	
83	Theoretical	144 55 57	144 93 19	36 9 19	12 3 1	— 206	— 206	144 55 57	
	Expected	196 75 78	116 75 15	116 28 62	134 39 13	— 206	— 206	116 44 46	
86	Observed	716 135 411	131 81 36	132 — 110	179 1 62	— 242	— 242	141 27 74	
	Theoretical	36 7 21	36 21 7	9 — 7	3 — 1	— 242	— 242	36 7 21	
86	Expected	710 138 414	137 79 26	136 — 106	182 — 60	— 242	— 242	137 26 79	
	Observed	926 401 298	139 86 17	130 46 66	184 58 —	— 242	— 242	131 62 49	
26	Theoretical	9 4 3	9 6 1	9 3 4	3 1 —	— 242	— 242	9 4 3	
	Expected	910 404 303	136 91 15	136 45 61	182 60 —	— 242	— 242	136 61 45	
26	Observed	939 298 263	705 191 65	539 171 249	714 247 —	— 961	— 961	612 171 178	
	Theoretical	10 3 3	12 3 1	9 3 4	3 1 —	— 961	— 961	10 3 3	
28	Expected	946 263 263	721 180 60	541 180 240	721 240 —	— 961	— 961	601 180 180	
	Observed	659 62 173	191 38 13	173 — 69	175 — 67	— 242	— 242	186 10 46	
8	Theoretical	12 1 3	12 3 1	3 — 1	3 — 1	— 242	— 242	12 1 3	
	Expected	670 56 168	182 45 15	182 — 60	182 — 60	— 242	— 242	182 15 45	
32	Observed	96 432 279	210 379 68	— 359 298	— 497 160	— 657	— 657	75 360 222	
	Theoretical	7 36 21	21 36 7	— 9 7	— 3 1	— 657	— 657	7 36 21	
32	Expected	90 465 272	216 369 72	— 370 287	— 493 164	— 657	— 657	72 369 216	
	Observed	29 372 97	67 285 25	— 276 101	— 377 —	— 377	— 377	23 287 67	
32	Theoretical	1 12 3	3 12 1	1 1 —	— 377 —	— 377	— 377	1 12 3	
	Expected	31 374 93	71 283 23	— 283 94	— 377 —	— 377	— 377	23 283 71	

with the first-generation family, produced by Flourball, the formula $BbDdRr$ may be assumed.

The following conclusions may be drawn from the results obtained in Flourballs first- and second-generations offspring:

- 1) that the red colour in old internodes is caused by one factor R only; in eyes by the co-operation of this factor R with another factor S ; in young internodes by the co-operation of R with a third factor D and in skins by the co-operation of three factors D , R and S ;
- 2) that the blue colour in seedlings, axils and sprouts, caused by the factor B , is overshadowed by the epistatic character of the combination $D + R$, while the S -factor has no influence in this direction.

In none of the families thusfar considered, any blue colour has been observed in young or old internodes, but among the offspring from white-skinned varieties (table IV) there are a number in which such a blue colour occurs, only however in young and old internodes; whiteskinned varieties with colourless eyes never produced offspring with colour in skins or in eyes. The proportions, observed in the segregations of old internodes for blue colour, were: 1) constant blue, 2) 3 blue : 1 red; 3) 3 blue : 1 colourless and 4) 12 blue : 3 red : 1 colourless. In young internodes ofcourse more complicated segregations could occur: constant blue; 3 blue : 1 colourless; 9 blue : 7 colourless; 12 blue : 3 red : 1 colourless; 9 blue : 3 red : 4 colourless and 36 blue : 9 red : 19 colourless were actually observed. This leads to the assumption that a factor P plays a part analogous to that of R , while it is independent from R , and in the presence of the latter is epistatic to it. The behaviour of P with regard to seedlings, axils and sprouts is similar to that of R , but its effect is a blue colour and here too the influence of R disappears as it is hypostatic to P . An exact comparison of the results obtained in these families with the formulas offered and the expectations derived from these formulas, will show that this assumption is quite sufficiently founded. Among these families there is one of special importance, viz. family 30, being the offspring from Jubel, in which the old internodes, as well as the young internodes, skins and eyes were all colourless, which shows the absence of the R -factor; nevertheless seedlings, axils and sprouts give here a segregation 3 blue : 1 red, which leads to the conclusion of an allelomorph character of the factors B and C .

The offspring grown from a number of white-skinned varieties thus show:

- 1) that a certain factor *P* occurs in some white-skinned varieties, which is analogous to the factor *R*, but causes a blue colour in all organs, if the presence of *D* or *S* allows this factor to show its influence in those parts for which a co-operation with these factors is necessary;
- 2) that this factor *P* is epistatic to *R*;
- 3) that the factors *B* and *C* seem to be allelomorphic, so that a series of three multiple allelomorphs $B > C > b$ may be assumed.

In table V, which contains the results obtained in the twelve crosses and their reciprocals, the hypotheses given above, have been tested; the theoretical expectations, founded upon these conclusions are given and they produce full evidence, that these are well founded. Especially the activity of the factor *P*, which was supposed to be present in the varieties Franschen and Kruisling (families 26 and 31 in table IV), is here shown as a result of the co-operation with *D* or *S* or both in young internodes, eyes and skins. And in the same way the crosses with Jubel give additional evidence for the assumption, that *B* and *C* with their common recessive, form a series of triple allelomorphs (cf. family 30, offspring from Jubel in table IV).

III. SOME BUDVARIATIONS

Among the varieties which were used as parents for growing offspring, belonged the dutch variety „Eigenheimer Witte” with two of its so-called budvariations „Eigenheimer Blauwe” and „Eigenheimer Mannetjes”. Under normal climatic conditions the Eigenheimer is a very poor fruitbearer, but in exceptional cases berries may be obtained by selfing. The Eigenheimer itself has white tubers; the „Eigenheimer Blauwe” differs from it by a dark blue colour of the tubers, while the „Eigenheimer Mannetjes” show a much greater vigor, a longer period of flowering and a later decay of the foliage (cf. DORST, 1924, p. 54). A comparison of the first-generation offspring, grown from these varieties shows immediately (table VI) that they consisted of whiteskinned plants only, while the blue-skinned „Blauwe Eigenheimer” produced not a single blueskinned descendant.

	seedlings			axils			young internodes			old internodes			skins			eyes			sprouts			Probable formulas			
	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	
I. <i>Fl.</i> × <i>Fr.</i>	Observed	124	101	54	135	81	18	86	85	63	121	113	—	41	43	150	56	53	125	106	82	46			
	Theoretical	7	6	3	9	6	1	3	3	2	1	1	—	3	3	10	1	1	2	7	6	3			
	Expected	122	105	52	131	88	15	88	88	58	117	117	—	44	44	146	58	58	118	102	88	44	$Bb\ Dd\ pp\ Rr\ Ss \times$		
<i>Fr.</i> × <i>Fl.</i>	Observed	142	113	63	141	97	23	96	94	72	134	129	—	48	53	162	63	71	129	117	102	44	$Bb\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
	Theoretical	7	6	3	9	6	1	3	3	2	1	1	—	3	3	10	1	1	2	7	6	3			
	Expected	139	119	60	148	99	16	99	99	64	131	131	—	49	49	165	66	66	131	115	99	49	$Bb\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
II. <i>Fl.</i> × <i>H.</i>	Observed	15	226	52	28	213	15	—	189	67	—	256	—	—	92	164	—	131	125	14	191	51			
	Theoretical	1	12	3	2	13	1	—	3	1	—	—	—	—	3	5	—	—	1	1	1	12	3		
	Expected	18	220	55	32	208	16	—	192	64	—	256	—	—	96	160	—	92	128	16	192	48	$Bb\ Dd\ pp\ Rr\ Ss \times$		
<i>H.</i> × <i>Fl.</i>	Observed	12	166	39	21	156	16	—	141	52	—	193	—	—	74	119	—	98	100	13	141	39	$Bb\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
	Theoretical	1	12	3	2	13	1	—	3	1	—	—	—	—	3	5	—	—	1	1	12	3			
	Expected	14	162	41	24	157	12	—	145	48	—	193	—	—	72	121	—	96	96	12	145	36	$Cc\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
III. <i>Fl.</i> × <i>J.</i>	Observed	102	65	95	113	98	—	—	50	101	—	102	108	—	51	160	—	101	109	81	50	80			
	Theoretical	3	2	3	9	7	—	—	1	3	—	—	1	1	—	1	3	—	1	3	2	3			
	Expected	98	66	98	119	92	—	—	53	158	—	105	105	—	53	158	—	105	105	79	53	79	$Bb\ Dd\ pp\ Rr\ Ss \times$		
<i>J.</i> × <i>Fl.</i>	Observed	103	76	102	128	111	—	—	34	185	—	117	121	—	61	178	—	117	121	88	58	93	$Bb\ Dd\ Pp\ rr\ SS$		
	Theoretical	3	2	3	9	7	—	—	1	3	—	—	1	1	—	1	3	—	1	3	2	3			
	Expected	105	71	105	134	105	—	—	60	179	—	119	119	—	60	179	—	119	119	90	59	90	$BC\ dd\ Pp\ rr\ SS$		
IV. <i>Fl.</i> × <i>Kr.</i>	Observed	131	97	29	126	94	1	107	85	39	109	89	33	59	40	132	59	40	132	126	82	23			
	Theoretical	17	12	3	18	13	1	4	3	1	4	3	1	4	3	9	4	3	9	17	12	3			
	Expected	137	96	24	130	94	7	115	87	29	115	87	29	58	43	130	58	43	130	122	87	22	$Bb\ Dd\ pp\ Rr\ Ss \times$		
<i>Kr.</i> × <i>Fl.</i>	Observed	120	83	26	109	81	13	100	71	32	101	73	29	52	36	115	52	36	115	104	77	22	$Bb\ Dd\ Pp\ Rr\ ss$		
	Theoretical	17	12	3	18	13	1	4	3	1	4	3	1	4	3	9	4	3	9	17	12	3			
	Expected	127	90	22	114	83	6	102	76	25	102	76	25	51	38	114	51	38	114	108	76	19	$Cc\ DD\ Pp\ Rr\ ss$		
V. <i>R.I.</i> × <i>Fr.</i>	Observed	112	102	—	87	86	3	87	87	2	87	89	—	87	89	—	87	89	—	85	87	4			
	Theoretical	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—			
	Expected	107	107	—	88	88	—	88	88	—	88	88	—	88	88	—	88	88	—	88	88	—	$Bb\ DD\ pp\ Rr\ SS \times$		
<i>Fr.</i> × <i>R.I.</i>	Observed	137	129	5	107	105	—	106	101	5	107	105	—	107	105	—	107	105	—	103	105	4			
	Theoretical	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—	$Bb\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
	Expected	130	130	—	106	106	—	106	106	—	106	106	—	106	106	—	106	106	—	106	106	—	$Bb\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
VI. <i>R.I.</i> × <i>H.</i>	Observed	—	171	1	—	136	3	—	139	—	—	139	—	—	139	—	—	139	—	—	137	2			
	Theoretical	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$Bb\ DD\ pp\ Rr\ SS \times$		
	Expected	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$Bb\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		
<i>H.</i> × <i>R.I.</i>	Observed	—	271	—	—	219	—	—	219	—	—	219	—	—	219	—	—	219	—	—	219	—			
	Theoretical	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$Bb\ DD\ pp\ Rr\ SS \times$		
	Expected	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$Cc\ Dd\ Pp\ RR\ ss$		

[illegible]

TABLE VI. First generation offspring from Eigenheimer and two of its budvariations.

Family	Formula	seedlings			axils			young internodes			old internodes			skins			eyes			sprouts			
		B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	B	R	W	
6. Eigenheimer wütte	$Bb Dd Pp Rr ss$	Observed	163	38	56	140	28	15	101	22	60	141	33	9	-	183	-	-	183	113	28	42	
		Theoretical	163	36	57	201	36	19	36	9	19	12	3	1	-	-	-	-	x	163	36	57	
		Expected	160	35	56	143	26	14	103	26	51	138	34	11	-	-	183	-	-	183	117	26	40
5. Eigenheimer blaue	$Bb Dd Pp Rr ss$	Observed	148	2	39	123	4	8	94	4	37	130	3	2	-	135	-	-	135	107	3	25	
		Theoretical	163	36	57	201	36	19	36	9	19	12	3	1	-	-	-	-	x	163	36	57	
		Expected	121	27	24	106	19	10	76	19	40	101	26	8	-	-	135	-	-	135	85	19	31
		Theoretical	133	-	3	15	-	1	3	-	1	x	-	-	-	-	-	-	-	x	13	-	3
		Expected	154	-	35	126	-	9	101	-	34	135	-	-	-	-	135	-	-	135	110	-	25
7. Eigenheimer Mannetjes	$Bb Dd P Pp Rr ss$	Theoretical	1827	36	141	2121	36	147	420	9	147	140	3	1	-	-	-	-	x	1827	36	441	
		Expected	151	3	35	124	2	9	98	2	35	131	3	1	-	-	135	-	-	135	106	2	27
		Observed	193	54	60	180	41	21	133	45	64	181	57	4	-	-	242	-	-	242	148	45	49
		Theoretical	163	36	57	201	36	19	36	9	19	12	3	1	-	-	-	-	-	x	163	36	57
		Expected	195	43	69	190	34	18	136	34	72	182	45	15	-	-	242	-	-	242	154	33	55
	$Bb Dd Pp RR ss$	Theoretical	10	3	3	12	3	1	9	3	4	3	1	-	-	-	-	-	x	10	3	3	
		Expected	191	58	58	182	45	15	136	45	61	182	60	-	-	-	242	-	-	242	152	45	45
		Theoretical	1443	420	141	1737	420	147	324	105	147	108	35	1	-	-	-	-	-	x	1443	420	441
	$Bb Dd Pp R Rr ss$	Expected	191	57	59	182	44	16	136	44	62	182	58	2	-	242	-	-	242	152	44	46	

It is true, that in the original Eigenheimer the presence of the *P*-factor can be determined, but the absence of the *S*-factor in this variety as well as in both budvariations inhibits the formation of anthocyanine in the skin. The blue colour, which is retained by the „Blauwe Eigenheimer” in vegetative propagation, disappears entirely by sexual reproduction and may thus be considered as a vegetatively permanent modification. Somewhat analogous results have been found by MC. KELVIE (1919) and by ASSEYEVA (1927) for other budvariations.

Nevertheless there is strong evidence for the conclusion that these three related forms are not identical in genotypical constitution. For the original Eigenheimer the observations agree rather well with the expected proportions, if the formula *BbDdPpRrss* is assumed to interpret its genotypical constitution. For the budvariations however the observations and the expectations founded upon this formula disagree, the results obtained with the „Blauwe Eigenheimer” come much nearer to the expectations, which are derived from the formula *BbDdPPRrss*, in which the homozygous nature of the *P*-factor has replaced the heterozygous *Pp* of the pure Eigenheimer and in an analogous way the *Rr* of the Eigenheimer seems to have become a homozygous *RR* in the „Eigenheimer Mannetjes”. It is however doubtful whether the genotypic difference in the budvariations is a real turn into homozygosity of a heterozygous factor. Especially in the offspring from the „Blauwe Eigenheimer” some exceptional individuals have been observed, which had a red colour in almost all organs, while the homozygous presence of *P* should cover all red colours by the epistatic blue colour, caused by this factor. An unimpeachable explanation of this occurrence of red individuals cannot be given, among other reasons, on account of the absence of cytological data; possibly we may have a case parallel to the well-known trisomic *Daturae* of BLAKESLEE (a.o. 1928) and his staff, so that the chromosome containing the *P*-factor here is trisomic and the real formula of the somatic plant not *PP* but *PPp*. If this should be the case, we can expect a formation of gametes, of the constitutions 1 *PP*, 2 *Pp*, 2 *P* and 1 *p*, so that the proportion of *P*- versus *p*-gametes would be 5 *P* : 1 *p*. The zygotes, resulting from selfing such an individual, thus segregate according to the proportion 35 with *P* versus 1 *p*, unless other conditions cause an exceptional preponderance of

certain gametes. On this principle theoretical proportions have been calculated, which would explain the occurrence of the red individuals mentioned above. The number of observations however is so small and the material so complicated, that this hypothesis must be considered as a very provisional one only. Similarly we might ascribe the behaviour of the *R*-factor in the budvariation „Eigenheimer Mannetjes” to trisomic inheritance, as is shown also in table VI. Anyhow, the data obtained prove again the necessity of an exact cytological study of our potato varieties.

IV. SUMMARY AND DISCUSSION

The data obtained in my cultures and discussed in the present paper, have led to the assumption of the presence of four genotypical factors which are mutually independent (*D*, *P*, *R* and *S*) and of a fifth set, consisting of *B*, *C* and their common recessive *b*, forming a triple allelomorph. The functions of these factors are:

The factor *P* causes the occurrence of a blue colour in old internodes; it segregates in the monohybrid ratio 3 : 1.

The factor *R* induces the formation of red anthocyanine in old internodes; its segregations are also of a monohybrid character.

P is epistatic to *R*; for old internodes *PpRr*-individuals segregate according to 12 : 3 : 1.

The colour of young internodes depends upon the presence of one or both of these factors together with the factor *D*; here again *P* is epistatic to *R*, while both *P* and *R* are cryptomeric in young internodes when *D* is absent.

The colour of the eyes on the tubers is dependent upon the presence of one or both of these factors *P* and *R* together with the factor *S*; *P* being epistatic to *R* and the effects of both are visible only in case of the presence of *S*.

For the development of blue, resp. red colour in the skins of tubers the presence of *D* and *S* both are necessary in co-operation with *P* or *R* or both *P* and *R*. Thus individuals with blue tubers should have the genotypical constitution *DP* (*R* or *r*) *S* and red-tubered plants *DpRS*; exceptional cases have been found however in some bud-variations.

Anthocyanine colours in seedlings, axils and sprouts are dependent

upon two types of factors: at the one hand *B*, resp. *C*; at the other hand the combination of the factors mentioned above $D + P$ or $D + R$. In homozygous state the factor *B* causes a blue colour in seedlings, axils and sprouts; the seedlings and sprouts however remain green, when *B* is present as a heterozygous *Bb*, while the axils in these heterozygous plants are found to be blue. In an analogous way the factor *C* produces a red anthocyanine: *CC* turning seedlings, axils and sprouts red, *Cc* however the axils only. The factor *B*, *C* and their common recessive *b* form a series of triple allelomorphs. On the other hand the co-operation of *D* and *P*, resp. *D* and *R* induces also the development of blue resp. red anthocyanine in these parts, the homozygous or heterozygous nature of these factors being of no importance. The colours produced by these latter factors are epistatic to those caused by *B* or *C*, so that the blue of *B* in the presence of $D + R$ is turned into red; the red of *C* by the influence of $D + P$ being changed into blue.

The phaenotypical results, which arise from the possible genotypical combinations, have been tabulated in table VII.

Some additional data are given regarding the offspring of the variety Eigenheimer and its budvariations „Blauwe Eigenheimer” and „Eigenheimer Mannetjes”. It is shown that the blue colour of the tubers in „Blauwe Eigenheimer” is not inherited. Nevertheless some differences in genotypical constitution between these varieties have been observed, which possibly can be explained by a trisomic inheritance of the *P*-factor in the „Blauwe Eigenheimer” and a trisomic inheritance of the *R*-factor in the „Eigenheimer Mannetjes”.

In how far do these conclusions agree with those of earlier authors? The eldest formulas date from the work of SALAMAN (1910), who thinks the red colour in skins to be dependent upon two co-operating factors *D* and *R*, while the blue colour would be the result of the action of a factor *P*, which turns the red colour produced by $D + R$ into blue, while it is inactive in the absence of *D* or *R* or both. SALAMAN founded his conclusions upon researches with Flourball and a “black” skinned variety Congo. In the offspring from Flourball SALAMAN observed a segregation of 420 red : 340 white, which numbers seem to justify a theoretical proportion 9 : 7 and a genotypical structure *DdRr*. The difference between this segregation and the proportions in the first-generation offspring from my Flourball-type, is

TABLE VII. Possible genotypical combinations and their phacnotypes.

 $B > C > b$. $D > d$. $P > p$. $R > r$. $S > s$.

	seedlings		axils	internodes		skins	eyes	sprouts	
	BB, BC or CC	Bb or Cc		young	old			BB, BC or CC	Bb or Cc
<i>BDPRS</i>	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue
<i>BDPRs</i>	blue	blue	blue	blue	blue	white	white	blue	blue
<i>BDPrS</i>	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue
<i>BDPrs</i>	blue	blue	blue	blue	blue	white	white	blue	blue
<i>BDpRS</i>	red	red	red	red	red	red	red	red	red
<i>BDpRs</i>	red	red	red	red	red	white	white	red	red
<i>BDprS</i>	blue	green	blue	green	green	white	white	blue	green
<i>BDprs</i>	blue	green	blue	green	green	white	white	blue	green
<i>BdPRS</i>	blue	green	blue	green	blue	white	blue	blue	green
<i>BdPRs</i>	blue	green	blue	green	blue	white	white	blue	green
<i>BdPrS</i>	blue	green	blue	green	blue	white	blue	blue	green
<i>BdPrs</i>	blue	green	blue	green	blue	white	white	blue	green
<i>BdpRS</i>	blue	green	blue	green	red	white	red	blue	green
<i>BdpRs</i>	blue	green	blue	green	red	white	white	blue	green
<i>BdprS</i>	blue	green	blue	green	green	white	white	blue	green
<i>Bdprs</i>	blue	green	blue	green	green	white	white	blue	green
<i>CDPRS</i>	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue
<i>CDPRs</i>	blue	blue	blue	blue	blue	white	white	blue	blue
<i>CDPrS</i>	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue
<i>CDPrs</i>	blue	blue	blue	blue	blue	white	white	blue	blue
<i>CDpRS</i>	red	red	red	red	red	red	red	red	red
<i>CDpRs</i>	red	red	red	red	red	white	white	red	red
<i>CDprS</i>	red	green	red	green	green	white	white	red	green
<i>CDprs</i>	red	green	red	green	green	white	white	red	green
<i>CdPRS</i>	red	green	red	green	blue	white	blue	red	green
<i>CdPRs</i>	red	green	red	green	blue	white	white	red	green
<i>CdPrS</i>	red	green	red	green	blue	white	blue	red	green
<i>CdPrs</i>	red	green	red	green	blue	white	white	red	green
<i>CdpRS</i>	red	green	red	green	red	white	red	red	green
<i>CdpRs</i>	red	green	red	green	red	white	white	red	green
<i>CdprS</i>	red	green	red	green	green	white	white	red	green
<i>Cdprs</i>	red	green	red	green	green	white	white	red	green
<i>bDPRS</i>	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue
<i>bDPRs</i>	blue	blue	blue	blue	blue	white	white	blue	blue
<i>bDPrS</i>	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue	blue
<i>bDPrs</i>	blue	blue	blue	blue	blue	white	white	blue	blue
<i>bDpRS</i>	red	red	red	red	red	red	red	red	red
<i>bDpRs</i>	red	red	red	red	red	white	white	red	red
<i>bDprS</i>	green	green	green	green	green	white	white	green	green
<i>bDprs</i>	green	green	green	green	green	white	white	green	green
<i>bdPRS</i>	green	green	green	green	blue	white	blue	green	green
<i>bdPRs</i>	green	green	green	green	blue	white	white	green	green
<i>bdPrS</i>	green	green	green	green	blue	white	blue	green	green
<i>bdPrs</i>	green	green	green	green	blue	white	white	green	green
<i>bdpRS</i>	green	green	green	green	red	white	red	green	green
<i>bdpRs</i>	green	green	green	green	red	white	white	green	green
<i>bdprS</i>	green	green	green	green	green	white	white	green	green
<i>bdprs</i>	green	green	green	green	green	white	white	green	green

not easily explainable; it seems to be beyond doubt that in my materials this first-generation offspring and some of the second-generation families segregated 27 red : 37 white, thus showing the existence of a third heterozygous factor *Ss*, being responsible for the occurrence of red anthocyanine in the skins. Of course it is possible that SALAMANS Flourball actually had the genotypical constitution *DdRrSS* and therefore was not quite identical with my material which turned out to be *DdRrSs*.

Especially the part played by the *P*-factor is in my opinion somewhat different from that ascribed by SALAMAN to his *P*-factor. He accepts the necessary presence of both *D* and *R* as a base for the manifestation of *P*, while in my material the presence of *R* is not necessary as *DPrrS* gives blue skins. The documentation produced by SALAMAN is rather scanty and may be explained as well on the basis of my assumptions. SALAMAN gives these data:

Congo × Flourball	13 black	: 12 red	: 4 white
Offspring Family K6	77 purple	: 29 red	: 54 white
Offspring Family K9	26 purple	: 0 red	: 14 white

A comparison of SALAMANS formulas with the formulas given in the present paper shows:

Congo × Flourball			
Salaman <i>PpRrDD</i> × <i>ppRrDd</i>	12	: 12	: 8
my formulas <i>PpRRDdSS</i> × <i>ppRrDdSs</i>	3	: 3	: 2
	} Observed 13 : 12 : 4		
K6-Family			
Salaman <i>PpRrDd</i>	27	: 9	: 28
my formulas <i>PpRrDDSS</i> or <i>PpRrDdSS</i>	36	: 9	: 19
	} Observed 77 : 29 : 54		
K9-Family			
Salaman <i>PPRrDd</i>	9	: 0	: 7
my formulas <i>PprrDDSS</i> or <i>PprrDdSS</i>	9	: 0	: 7
	} Observed 26 : 0 : 14		

In all cases the agreement of the observations with the expectation is in SALAMANS interpretation not better than in mine, as results especially from the proportions in his family K6:

Expected according to Salamans formula	67	: 23	: 70
Expected according to my formula	90	: 23	: 47
Observed	77	: 29	: 54

ASSEYEVA (1927, p. 17) seems to be of my opinion as he gives for a blue variety "Local Blue" the formula $PpDdr_1r_1$, in which the R -factor is absent.

The results of MÜLLER (1924) are on the whole not contradictory to my assumptions; the inhibiting factor for stem colour, which causes in his researches a segregation of 3 coloured : 13 uncoloured in the off-spring from a greenstemmed variety "Frankische Landsorte" was not found in my cultures, while in his material of a South-american variety and of *Solanum edinense* Berth. still other factors seem to be at work.

HERIBERT NILSSON (1916, p. 42) discusses the impossibility to obtain homozygous red individuals: "Bei der Spaltung der Blüten- und Knollenfarben bei den Kartoffeln scheint es auch nicht möglich zu sein, positive Homozygoten zu erhalten. Augenblicklich habe ich 46 Nachkommenschaften mit gefärbten Blüten aufgezogen. Von diesen haben 43 eine Abspaltung weissblühender Pflanzen gezeigt. Da die übrigen 3 Nachkommenschaften eine sehr kleine Individuenzahl gehabt haben (9, 8 und 2 Individuen) ist ihre Konstanz ohne Zweifel nur scheinbar. Von 20 Nachkommenschaften mit gefärbten Knollen, deren Farbe unabhängig von der Farbe der Blüte spaltet, haben alle Spaltung gezeigt". In my cultures no such "lethal" nature of homozygous reds could be observed; some segregations seemed to give a proportion of 2 : 1 for other parts (seedlings etc.) but in these cases a 43 : 21-segregation appeared, which could be explained otherwise.

The large percentages of white-skinned descendants, obtained in some crosses by STUART (1915) can be explained very well with the aid of the supposed factors. VON GRAEVENITZ (1921) published a number of results, which since have been interpreted by KÖHLER (1927) with the help of two independent factors, necessary for the production of red colour in tubers.

The above conclusions may be of some theoretical value.

Firstly some of them are rather interesting when considered in connection with GOLDSCHMIDT's recent ideas about the physiological processes which play a part in the manifestation of the genes (cf. GOLDSCHMIDT, 1927). One of our conclusions has been that the factors B and C if homozygous, cause a blue or red anthocyanine in seedlings, but that in heterozygous Bb - of Cc -individuals their influence is not

sufficient for the development of anthocyanine seedlings. At the time when the leaf-axils develop the individuals which are heterozygous for one of these factors have reached the stage that they can form anthocyanine; it is obvious therefore that the differences between the homozygous BB , the heterozygous Bb and the homozygous recessive bb are of a quantitative nature. The formation of anthocyanine in the heterozygous plants takes place at a much later time in life, than it does in homozygous individuals. On the other hand the sprouts, which are formed by the tubers in the very early spring, seem to correspond in their action with the seedlings; in heterozygous plants they show no colour, the development of it is postponed to the time that axils develop which form a part of the stems produced by the sprouts. These factors therefore represent a fair type of shifting dominance, as a result of the relation between quantity and speed of reaction.

There is however one difficulty in the behaviour of the factors B and C . As indicated above, the offspring from the variety Jubel in selfings and in crosses has shown that there the factors B and C are functioning as allelomorphs, so that the conclusion might be drawn, that B , C and the common recessive b form a series of triple allelomorphs. According to GOLDSCHMIDT'S hypothesis (1927, p. 59 ff.) all cases of multiple allelomorphs should be the result of quantitative differences between the factors concerned and this might seem to be an impossible assumption in regard to the factors B and C the first of which causes a blue the latter a red colour. This difficulty is however in my opinion not unsurmountable. It is true that in all Bb -plants the colour generally makes the impression to be darker and deeper than the red colour of CC -plants. The intensities of both colours are rather variable however, so that an exact estimation cannot be made, but on the whole the intensity of heterozygous Bb seems to be greater than that of CC . It is somewhat doubtful however whether the triple allelomorphs B , C and b may be compared with other cases of multiple allelomorphs. In the examples cited by GOLDSCHMIDT (colour of *Lymantria dispar*; number of facets in the eyes of *Drosophila*) the recessive type always contains at least one of the allelomorphs, while the intensity of this factor is greatest in the dominant types. But in the case of the B - and C -factors we meet with an entire absence of the common recessive; the so-called b -factor is therefore, strictly speaking, no factor at all and therefore cannot be considered as a

member of a series of multiple allelomorphs. The series $B > C > b$ is then no series of triple allelomorphs, but an ordinary pair of allelomorphs and for these the assumption of a qualitative difference is not opposed to GOLDSCHMIDT'S hypothesis.

In her paper mentioned above Miss TAMMES (1926) produced evidence for the conclusion, that the factor causing the phenomenon of shifting dominance in *Dianthus* could be an enzyme of the nature of an oxidase. Although in my material no chemical study of the characters of these factors B and C was made, it seems to me rather probable, that here too the nature of these factors is that of an oxidase. This hypothesis receives some support from the fact that not only the homozygous BB -plants and the homozygous CC -individuals are able to develop their anthocyanine already at a very early stage, but that this same phenomenon can be observed in young seedlings of a BC -constitution, in which the presence of two qualitatively different allelomorphs (different chromogenes?) allows the rapid development of colour. As however the chromogenes and oxidase here are not independently inherited, are always linked, no proof of this hypothesis can be given.

Besides we find some interesting data in the co-operation between the factors D , P (resp. R) and S . With regard to these factors no differences could be observed between homozygous and heterozygous individuals; the dominance seemed to be pretty complete. But notwithstanding this full dominance which shows the equal action of heterozygous and homozygous factors, a difference in the development of anthocyanine during the life of the internodes was observed. While P (or R) alone is able to cause the formation of anthocyanine in old internodes, the occurrence of a blue or red colour in younger organs depends upon the co-operation of other factors. When B and C both are absent, seedlings, axils and sprouts are green, unless the activity of R together with D produces some red anthocyanine; this factor D alone never produces any colour, so that it must be considered to be qualitatively different from R . In the same way the occurrence of anthocyanine in young internodes is caused by the combination $D + R$; the third factor S being only responsible for the formation of colour in the skins and the eyes of the tubers.

From these various combinations of factors one can draw the conclusion that S is a factor, which shows its activity in the

tubers only; its co-operation with *R* giving coloured eyes while if the activity of *D* is added to this combination, the entire skin is coloured.

The factor *D* however cannot be regarded as a factor acting locally only. Its activity is manifested as a supporter for the speed of anthocyanine-production: young internodes change into old internodes and here the first appearance of anthocyanine depends upon the presence of the factor *D*. Though such action is not opposed to the theory of GOLDSCHMIDT, yet it seems to prove that the speed of development of a colouring substance can not always be ascribed to quantitative differences, but that there are cases in which the first appearance of anthocyanine is caused by special accelerating factors.

Another fact of theoretical importance can perhaps be derived from the results obtained in my researches: LIPPMAA (1926, 1928) has worked out the principles of GERTZ (1911—1914), and has shown, that plants can be classified as different types of anthocyanine-producers, according to their power to develop anthocyanine in juvenile, in adult or in senescent stages. He could distinguish sixteen types, to which the formula [xxx] is assigned in which the x can be replaced by 1, (1) or 0, according to the formation of anthocyanine by the plant in the three periods of life under normal conditions. The number 1 means the presence of anthocyanine under normal conditions; (1) a faculty to produce anthocyanine-production, but which has no effect under normal conditions and 0 the entire absence of the power to produce anthocyanine. This formula seems to hold good for successive years in the case of perennials. Some examples may illustrate this principle: *Tropaeolum majus* has the formula [1 (1) 0], which means that the young plants generally produce some anthocyanine, the full-grown plant has retained the power of anthocyanine-production, while an autumnal anthocyanine-coloration is never found. In the same way *Convallaria majalis* is characterized by [(1) 00], *Paris quadrifolia* [(1) (1) (1)], *Coronaria flos cuculi* [1 (1) 1]. The genotypical analysis of the factors for anthocyanine production in the potato having shown, that the development of these colours in juvenile stages (seedlings and sprouts) may depend upon other genotypical factors (*B* and *C*), than the main production of anthocyanine in fullgrown plants, justifies perhaps the conclusion, that there is some connection between this genetical hypothesis and the ecological principles pointed out by

LIPPMAA. Without further research into the physiological basis of the process of anthocyanine-production however, a more definite statement would, in my opinion, be incautious, although the analogy between the results obtained in these different lines of research seems to be of some theoretical importance and may lead to an interesting working hypothesis.

LITERATURE CITED

- ASSEYEVA, T., 1927. Budvariations in the potato and their chimerical nature. (Journ. of genetics. XIX. 1927. p. 1-26).
- BLAKESLEE, A. F., 1928. Genetics of *Datura*. (Verhandl. V. Intern. Congr. f. Vererb. wiss. Berlin, 1927. (1928). I. p. 117-130).
- DORST, J. C., 1924. Knopmutatie by de aardappel. (Genetica. VI. 1924. p. 1-123).
- EAST, E. M., 1908. Some essential points in potato breeding. (Rep. Conn. Agr. Exp. Stat. 1907/1908. p. 429-447).
- EAST, E. M., 1910. The transmission of variations in the potato in asexual reproduction. (Rep. Conn. Agr. Exp. Stat. 1909/1910. p. 120-160).
- EAST, E. M., 1910. Inheritance in potatoes. (Amer. Natur. XLIV. 1910. p. 424-430).
- FRUWIRTH, C., 1925. Die Genetik der Kartoffel. (Bibliogr. genetica. I. 1925. p. 315-362).
- GERTZ, O., 1911-1914. Om anthocyan hos alpina växter. (Botaniska Notiser. 1911. p. 101-132, 149-164, 209-229; 1914. p. 1-16, 49-64, 97-126).
- GOLDSCHMIDT, R., 1927. Physiologische Theorie der Vererbung. (Berlin, Springer, 1927. 247 pp.).
- GRAEVENITZ, L. V., 1921. Kartoffelkreuzungen. (Landw. Jahrb. LV. 1921. p. 753-815).
- HERIBERT NILSSON, N., 1913. Potatisförädling och potatisbedömning. (Weibulls Aarsbok. 1913. p. 4-31).
- HERIBERT-NILSSON, N., 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. (Lunds Univ. Aarsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 12. Nr. 1).
- KÖHLER, E., 1927. Einige Bemerkungen zur Genetik der Schalenfärbung bei der Kartoffelknolle. (Angew. Botanik. IX. 1927. p. 125-130).
- LIPPMAA, TH., 1926. Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. (Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis (Dorpatensis). I. 1/3. p. 1-79, 1-229).
- LIPPMAA, TH., 1928. Ueber Pigmenttypen und ihre Bedeutung für die Anthocyanfrage. (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XLVI. 1928. p. 267-277).

- MÜLLER, K., 1924. Zur Kenntnis der Faktoren der Anthozyanbildung bei der Kartoffel. (Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. XLI. 1924. p. 60-66).
- MÜLLER, K. O., 1927. Untersuchungen zur Genetik der Kartoffel. I. (Arbeiten Biol. Reichsanst. f. Land- und Forstwirtschaft. XV. 1927. p. 177-213).
- SALAMAN, R. N., 1910. The inheritance of colour and other characters in the potato. (Journ. of genetics. I. 1910. p. 7-46).
- SALAMAN, R. N., 1926. Potato varieties (Cambridge Univ. Press. 1926. 378 pp.).
- STUART, W., 1915. Potato breeding and selection (U. S. Deptm. Agric. Plant Ind. Bull. 195. 1915).
- TAMMES, T., 1926. Dominanzwechsel bei *Dianthus barbatus*. (Genetica. VIII. 1926. p. 513-517).

PISUM-CROSSES V: INHERITED ABORTION AND ITS LINKAGE-RELATIONS

by

S. J. WELLENSIEK and J. S. KEYSER

(Wageningen, Holland)

(Received Dec. 20th 1928)

DESCRIPTION OF CHARACTER

In two F_2 's, having the "Pois à cosse jaune" in common as one of the parents, a rather remarkable character was observed to which hitherto no attention has been paid by any of the Pisum workers. After its discovery in the above mentioned F_2 's, the character was also found in pure lines of the Pois à cosse jaune and in F_1 's with such a line as one of the parents.

The character in question demonstrates itself in a constriction of the pod in one or more places (fig. 1). When such pods are opened it is observed that one or more seeds are missing and the places, where the missing seeds would have developed in normal cases, correspond to the places of constriction in the pod-wall (fig. 2, right half of right pod). Closer inspection at different stages of development shows that abortion of seeds has taken place and this evidently causes the constrictions. In normal pods one or more of the seeds may remain abnormally small — especially at the top of the pod —, but these seeds usually have quite a normal appearance (fig. 2, left half of left pod), while the abortive seeds are shrunken and drop off rather early (fig. 3). We indicate the character as "inherited abortion", since we deal with a heritable character as will be demonstrated in the following.

In pods, lacking the strong sclerenchymatous membrane at the innerside of the pod-wall, the abortion is not so easily observable as in pods where this membrane is well developed. This is brought about by the fact that the former already have a constricted form owing to

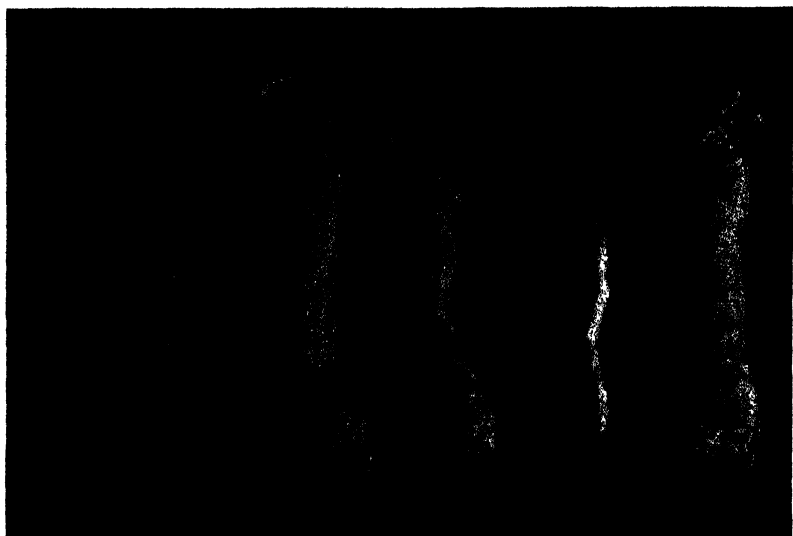


Fig. 1. A the left a normal pod, the others have some abortive seeds.



Fig. 2. Left: inside of a normal pod; right: inside of a pod with aborted seeds.

a lack of membrane which would have caused an inflated form. It explains why, in the *Pois à cosse jaune*, the abortion was overlooked. In the F_2 's, where it was discovered, it was first found among pods with a strong membrane. However, careful observation reveals the abortion without any difficulty among the pods lacking the membrane.



Fig. 3 Part of pod wall with abortive seed.

INHERITANCE

The abortion was found to be dominant in the F_1 's of two crosses "abortion" \times "normal", namely *Pois à cosse jaune* \times *Reuzenboterpeul* (cross 27) and *Pois à cosse jaune* \times *Pois à brochettes* (cross 41).

The following F_2 -results were found:

Cross 27. "abortion": "normal" =	92	:	35
expected acc. to 3 : 1	(95.25)	:	(31.75)
c : act. dev. : standard dev. =	0.65		
Cross 41 "abortion" : "normal" =	799	:	273
expected acc. to 3 : 1	(804)	:	(268)
	c=0.4		

Consequently the abortion is determined by a single dominant gene which we symbolize by Q . It is true that TEDIN (2) used this letter to indicate one of the genes for seed-coat-color, but KAJANUS (1) hinted at the identity of this gene with his Z . This identity is admitted by the TEDINS (3) and they also use the symbol Z , so that Q may be freely used for another character.

It is rather remarkable that a character like the abortion of part of the seeds is determined by a single genetic factor. From a practical point of view we deal with a highly undesirable thing, since plants with Q , either homo- or heterozygous, are always bad producers. A one-year selection, however, is already effective and this probably explains why the decrease in yield, caused by abortion, is quite unfrequently seen in commercial varieties.

LINKAGE-RELATIONS

In the F_2 's of crosses 27 and 41 the relations of the following nine genes to Q were studied:

\underline{Gp} : pods green (recessive: yellow).

\underline{P} : membrane in the pod (rec.: no membrane).

\underline{V} : strong membrane in the presence of \underline{V} (rec.: no effect).

\underline{I} : cotyledons yellow (rec.: green).

\underline{Le} : internodes long (rec.: short).

\underline{W}_2^b : glaucous (rec.: emerald).

\underline{S} : seeds free in the ripe pod (rec.: seeds adhering "chenille"-like)

\underline{N} : pod-walls thin (rec.: thick).

\underline{S}_s : pods straight or nearly so (rec.: curved).

Cross 27 is *Pois à cosse jaune* \times *Reuzenboterpeul*, or, factorially speaking: $\underline{Gp} \underline{p} \underline{V} \underline{N} \underline{S}_s \underline{Q} \times \underline{Gp} \underline{P} \underline{v} \underline{n} \underline{s}_s \underline{q}$. Cross 41 is *Pois à cosse jaune* \times *Pois à brochettes*, or: $\underline{Gp} \underline{p} \underline{I} \underline{Le} \underline{W}_2^b \underline{S} \underline{Q} \times \underline{Gp} \underline{P} \underline{i} \underline{le} \underline{w}^b \underline{s} \underline{q}$.

The factor-relations in question will be published in the same way as is done in a recent paper by one of us (5) and also the calculations are made according to the methods used before. Following results were obtained.

$\underline{Gp}\text{-}\underline{Q}$.	65 : 21 : 27 : 11	79 : 48
Cross 27	(62) : (24) : (30) : (11)	(73) : (54)
		$c=1.1$
Cross 41	607 : 200 : 192 : 73	680 : 392
	(601) : (206) : (198) : (67)	(668) : (404)
		$c=0.8$
$\underline{P}\text{-}\underline{Q}$.	71 : 29 : 21 : 6	77 : 50
Cross 27	(72) : (28) : (20) : (7)	(79) : (48)
		$c=0.3$
Cross 41.	591 : 233 : 208 : 40	631 : 141
	(614) : (210) : (185) : (63)	(677) : (395)
		$c=2.9$
$\underline{V}\text{-}\underline{Q}$.	57 : 22 : 14 : 7	64 : 36
Cross 27.	(56) : (23) : (15) : (6)	(62) : (38)
		$c=0.4$
$\underline{I}\text{-}\underline{Q}$.	610 : 203 : 189 : 70	680 : 392
Cross 41	(606) : (207) : (193) : (66)	(672) : (400)
		$c=0.5$
$\underline{Le}\text{-}\underline{Q}$.	598 : 215 : 201 : 58	656 : 416
Cross 41	(606) : (207) : (193) : (66)	(672) : (400)
		$c=1.0$

W_2^b-Q .	612 : 219 : 187 : 54	666 : 406
Cross 41.	(619) : (212) : (180) : (61)	(680) : (392)
		$c=0.9$
$S-Q$.	646 : 219 : 153 : 54	700 : 372
Cross 41.	(645) : (220) : (154) : (53)	(698) : (374)
		$c=0.1$
$N-Q$.	84 : 12 : 8 : 23	107 : 20
Cross 27	(70) : (26) : (22) : (9)	(79) : (48)
		$c=6.5$
Gametic ratio is 4.6 : 1.1 : 0.8 : 4.8 and crossing-over is 16.8 %.		
S_r-Q .	85 : 10 : 7 : 25	110 : 17
Cross 27.	(69) : (26) : (23) : (9)	(78) : (49)
		$c=8.4$
Gametic ratio is 4.9 : 0.9 : 0.8 : 5.0 and crossing-over is 14.1 %.		

Evidently N , S_r and Q belong to one linkage-group. The crossing-over between N and S_r in the present material amounts to about 8.8 % and therefore there is some evidence for a localization in the given order, although the numbers of individuals are too small to allow the drawing of final conclusions. The clear demonstration of the existence of a group of three rather strongly linked genes in itself is important enough, since very few suchlike cases have been described in *Pisum*.

The value for c in the case of $P-Q$ in cross 41 is rather large, but in cross 27 it is very small, so that there is no immediate reason for assuming linkage in this case.

With regard to the other relations among the ten factors, mentioned above, than the ones described, those in cross 27 are not entirely clear yet and are still being studied (4). Cross 41 has been described in a recent paper (5) and $Gp-P-I-Le$ were found to be inter-independent and also independent from the linked W_2^b and S , so that the total results in this cross are: $Gp-P-I-Le-[W_2^b, S]-Q$.

SUMMARY

1. A new dominant gene Q is described, causing abortion among some of the seeds in the pods of pea-plants. This leads to constriction of the pods in the place where a seed is aborted.

2. *Q* belongs to the same linkage-group as *N* and *S*. It is independent from *Gp*, *P*, *V*, *I*, *Le*, *W*₂^b and *S*.

Wageningen, Dec. 19, 1928.

LITERATURE CITED

- (1) KAJANUS, BIRGER: Zur Genetik der Pisum-samen. (*Hereditas* **5**, 1924: 14-16.)
- (2) TEDIN, HANS: Eine mutmassliche Verlustmutation bei Pisum. (*Hereditas* **4**, 1923: 33-43.)
- (3) TEDIN, HANS AND OLOF: Contributions to the genetics of Pisum, V: Seed coat color, linkage and free combination. (*Hereditas* **11**, 1928: 1-62.)
- (4) WELLENSIEK, S. J.: Pisum-crosses III. (*Genetica* **11**, 1928: 225-256.)
- (5) WELLENSIEK, S. J.: Linkage-studies in Pisum II. (*Genetica* **11**, 1928: 273—292.)

THE F_2 PROGENY RESULTING FROM THE CROSSING OF
COPROSMA PROPINQUA ♀ WITH *C. ROBUSTA* ♂

by

H. H. ALLAN

(Plant Research Institute, Palmerston North, N. Z.)

(Received Oct. 28, 1928)

The F_1 plants arising from this cross were described in *Genetica*, VIII, 1926, pp. 155—160, and their resemblance to wild plants named *C. Cunninghamii* pointed out. This season (May, 1928) these plants ripened a very abundant crop of fruit. On most plants the fruits were pale and translucent, with few or no purple specks, thus matching the description of CHEESEMAM (*Manual N. Z. Flora*, 1925, p. 861) for *C. Cunninghamii*; on others they were more purple and approached those of *C. propinqua*, while on a few they were yellowish, and on one almost orange, thus approaching those of *C. robusta*. The few plants that fruited in 1926 bore fruits of *Cunninghamii* character, though some had a slight tinge of yellow. Before the 1926 flowering period the few plants of male *C. robusta* in the vicinity were cut down, and there were no other *Coprosma* plants within a mile of the plot. This crop was collected and sown in June 1926.

The plants appeared above ground somewhat irregularly between July and September, but the final germination was over 90 per cent. Fifty-four plants have survived, and as it will be necessary shortly to transfer these to another locality it seems well to describe their present condition. None of the plants have shown quite the vigour of the F_1 plants, and none quite match these in vegetative characters. Indeed, the series shows considerable segregation, and no one plant quite resembles another. Ten plants, all of vigorous habit, approach *C.*

robusta, and would as wild plants formerly have been placed under that species as "small-leaved forms". Some of them agree very well with the "varieties" *parva* and *angustata* of KIRK (*Students' Flora of N. Z.*, 1899, p. 233).

Thirty-seven would have been ascribed to *C. Cunninghamii*. Of these 12 are vigorous, 16 of moderate growth, and 9 rather weak. The weak plants have very dark-coloured leaves, one extremely so. Most are similar to plants found wild, but a few are unlike any wild forms known to me. One of these might be described as a miniature *robusta*. Seven approach *propinqua*, one very closely indeed. Of these 3 are vigorous, 4 of moderate growth.

Wild plants ascribed to *C. Cunninghamii* were described by me in *The N. Z. Journ. Sci. and Tech.*, vol. 6, 1924, pp. 310—318, and their probable hybrid origin emphasized. A comparison of the details there given with those presented in the following tables and illustrations leads irresistibly to the conclusion that the hypothesis is correct that *C. Cunninghamii* is but a name for certain forms of the hybrid swarms that arise when *C. propinqua* and *C. robusta* meet. As this was the main point I wished to establish further aspects of the results obtained will not be here discussed.

TABLE I

	<i>Coprosma propinqua</i>	F ₂ Hybrids				<i>Coprosma robusta</i>
		No. 29	No. 38	No. 28	No. 31	
BRANCHLETS	1 mm. dia. wiry, puberulous, no purple flecks, dark brown.	1 mm. dia. wiry, puberulous, purple-flecked pale brown	1.5 mm dia rather soft, puberulous, purple flecked, pale brown	2.5 mm dia. soft, puberulous, purple-flecked pale brown	3 mm. dia. soft, glabrous purple-flecked dark brown	4 mm dia. soft, glabrous, purple-flecked pale brown
LEAVES: size	10 mm. by 2 mm.	10 mm. by 2 mm	1.4 cm. by 4.5 mm	2.8 cm by 6.5 mm.	5 cm. by 2.2 cm.	10 cm. by 5 cm.
shape	narrow linear-oblong, obtuse	narrow linear-oblong, obtuse	narrow ovate-lanceolate, subacute	narrow linear-lanceolate, subacute	elliptic, subacute to obtuse	elliptic-oblong acute
venation	invisible above main-vein distinct below	main-vein visible above, rest obscure above and below	main-vein distinct above, rest obscure above, visible below	main-vein visible above, rest obscure above, distinct below	distinct above and below	distinct above and below
petiole	1 mm. long, slender	2 mm. long slender	3 mm. long slender	6 mm. long rather stout	2 mm long stout	9 mm. long stout
domatia	absent or few very small	absent	several, medium	absent, or very few, small	several, medium	several, rather large
stipule	small triangular no mucro	small triangular short mucro	medium broadly triangular short mucro	medium broadly triangular long slender mucro	medium broadly triangular long rather slender mucro	rather large broadly triangular stout mucro

TABLE II

F_2 Plants	Branchlets diam. in mm.	Leaf-size in mm.	Leaf-shape	Petiole length in mm.	Domatia	Stipules
1	glabrous, 3, soft	35 × 13	elliptic-oblong subacute	5	several, rather large	broadly triangular, stout mucro
2.	puberulous, 1.5, wiry	12 × 6.5	broadly ovate subacute	3	few, small	broadly triangular, long slender mucro
3.	glabrous, 2.5, rather wiry	35 × 12	narrow-oblong obtuse	3	several, very small	broadly triangular, stout mucro
4.	glabrous, 3, soft	45 × 16	ovate-oblong subacute	5	several, large	broadly triangular, long mucro
5.	glabrous, 1.5, wiry	12 × 6	ovate-oblong obtuse to subacute	3	few, small	triangular, no mucro
6.	puberulous, 1.5, wiry	16 × 4	linear-oblong obtuse	2	few, medium	broadly triangular, short mucro
7.	glabrous, 1.5, rather wiry	16 × 5.5	narrow ovate- oblong, obtuse to subacute	3	very few, small	broadly triangular, long slender mucro
8	glabrous, 2, rather soft	25 × 8	narrow elliptic- oblong, obtuse	5	few, small	broadly triangular, short mucro
9.	puberulous, 1, wiry	15 × 3.5	narrow ovate- oblong, subacute	2	few, small	triangular, no mucro
10	puberulous 1, wiry	15 × 5.5	elliptic-oblong obtuse	2	few, small	triangular, short mucro
11.	glabrous, 1, rather wiry	16 × 4	narrow ovate- oblong, subacute	5	very few or absent	triangular, short mucro
12.	glabrous, 2, rather soft	30 × 14	ovate-oblong, obtuse to subacute	8	several, medium	broadly triangular, stout mucro
13.	puberulous, 1, wiry	22 × 6	narrow lanceolate- oblong subacute	5	absent or very few	triangular, short mucro
14.	glabrous, 1, rather wiry	15 × 7	ovate-oblong, subacute	4	several, medium	triangular, short mucro
15.	glabrous, 2, soft	18 × 5	narrow lanceolate- oblong, subacute	3	several, medium	broadly triangular, short mucro
16.	puberulous, 1, wiry	12 × 4.5	narrow ovate- oblong, subacute	2	few, small	triangular, long mucro
17.	glabrous, 1, wiry	13 × 3.5	elliptic-oblong, obtuse to subacute	2	few, small	broadly triangular, no mucro

F ₂ Plants	Branchlets diam. in mm.	Leaf-size in mm.	Leaf-shape	Petiole length in mm.	Domatia	Stipules
18.	glabrous, 1, wiry	13 × 4	narrow lanceolate, acute	4	few, small	broadly triangular, short mucro
19	glabrous, 1.5, rather wiry	15 × 6	ovate-oblong, obtuse	3	numer- ous, small	broadly triangular, short mucro
20.	puberulous, 1, rather wiry	15 × 3.5	linear-lanceolate, subacute	4	absent, or few, small	triangular, no mucro
21	puberulous, 1, wiry	17 × 4.5	linear-lanceolate acute	6	absent or very few	broadly triangular, long mucro
22	glabrous, 1.5, rather soft	7 × 3.5	ovate, obtuse	2.5	few, small	triangular, long mucro
23	glabrous, 1, rather soft	14 × 3.5	narrow lanceolate, subacute	3	few, very small	triangular, long mucro
24	glabrous, 2, soft	22 × 12	elliptic-oblong, subacute	5	several, small	broadly triangular, medium mucro
25.	glabrous, 1.5, rather wiry	11 × 4.5	elliptic-oblong, obtuse	1	few, small	triangular, rather long mucro
26.	glabrous, 2, rather soft	42 × 15	elliptic- lanceolate, acute	5	several, medium	triangular, medium mucro
27.	glabrous, 1, wiry	15 × 6	ovate-lanceolate, subacute	3	few, very small	triangular, slender mucro
28.	puberulous, 2.5, soft	28 × 6.5	linear-lanceolate, subacute	6	absent, or very few	broadly triangular, long slender mucro
29.	puberulous, 1, wiry	10 × 2	linear-oblong, obtuse	2	absent	triangular, short mucro
30	puberulous, 1.5, rather soft	18 × 5	ovate-oblong, obtuse to subacute	4	several, very small	broadly triangular, rather long mucro
31.	glabrous, 3, soft	50 × 22	elliptic, obtuse to subacute	2	several, medium	broadly triangular, long slender mucro
32.	glabrous, 1.5, rather wiry	23 × 9	narrow ovate- oblong, subacute	4	few, medium	triangular, short mucro
33.	puberulous, 1.5, rather wiry	16 × 5	narrow elliptic- oblong, subacute	3	few, medium	broadly triangular, medium mucro
34.	puberulous, 1, wiry	20 × 6	ovate-lanceolate, subacute	8	few, small	broadly triangular, long mucro

F_2 Plants	Branchlets diam. in mm.	Leaf-size in mm.	Leaf-shape	Petiole length in mm.	Domatia	Stipules
35.	glabrous, 2, soft	40×12	ovate-lanceolate, acute	4	several, small	broadly triangular, medium mucro
36.	glabrous, 1, wiry	20×8	ovate-oblong, obtuse to subacute	6	absent	broadly triangular, long mucro
37.	puberulous, 1, wiry	10×2.5	linear, obtuse to subacute	5	absent	triangular, short mucro
38.	puberulous, 1.5, rather soft	14×4.5	narrow ovate- lanceolate, subacute	3	several, medium	broadly triangular, short mucro
39.	glabrous, 2, soft	26×8	elliptic-oblong, obtuse	5	few, small	broadly triangular, short mucro
40.	glabrous, 1.5, rather wiry	11×4	elliptic-oblong, obtuse	2	several, small	broadly triangular, medium mucro
41.	puberulous, 1.5, rather soft	13×5	elliptic, subacute	3	several, medium	triangular, medium mucro
42.	glabrous, 1.5, soft	18×9	ovate, subacute to obtuse	7	several, medium	triangular, medium mucro
43.	glabrous, 1.5, rather soft	18×9	ovate, subacute to obtuse	7	several, medium	triangular, medium mucro
44.	puberulous, 1, wiry	16×5	narrow ovate- oblong, subacute	4	several, small	broadly triangular, short mucro
45.	glabrous, 1, wiry	16×5	narrow elliptic- oblong, subacute	3	few, small	triangular, short mucro
46.	puberulous, 1.5, rather wiry	17×6	narrow ovate- oblong, obtuse	5	absent	triangular, long slender mucro
47.	puberulous, 1, wiry	16×6.5	elliptic-oblong, obtuse	5	absent	triangular, medium mucro
48.	puberulous, 1.5, rather soft	20×6.5	narrow elliptic- oblong, obtuse to subacute	5	several, small	broadly triangular, long mucro
49.	puberulous, 1, wiry	17×7	narrow ovate- oblong, subacute	6	several, small	broadly triangular, short mucro
50.	puberulous, 1, wiry	17×6.5	narrow ovate- oblong, acute to subacute	10	few, very small	broadly triangular, long slender mucro
51.	puberulous, 1.5, rather wiry	16×8.5	ovate, acute to subacute	8	few, small	broadly triangular, long slender mucro
52.	glabrous, 1.5, rather soft	23×8	linear-lanceolate, subacute	11	few, medium	triangular, medium mucro
53.	glabrous, 1, wiry	13×6	ovate-oblong, subacute	4	few, small	triangular, short mucro
54.	glabrous, 1, wiry	16×6	narrow ovate- oblong, obtuse	7	absent	broadly triangular, short mucro



Fig. 1 Right above: *Coprosma robusta* ♂. Right below: *C. propinqua* ♀
Left: Specimen of the F_1 generation of the hybrid.

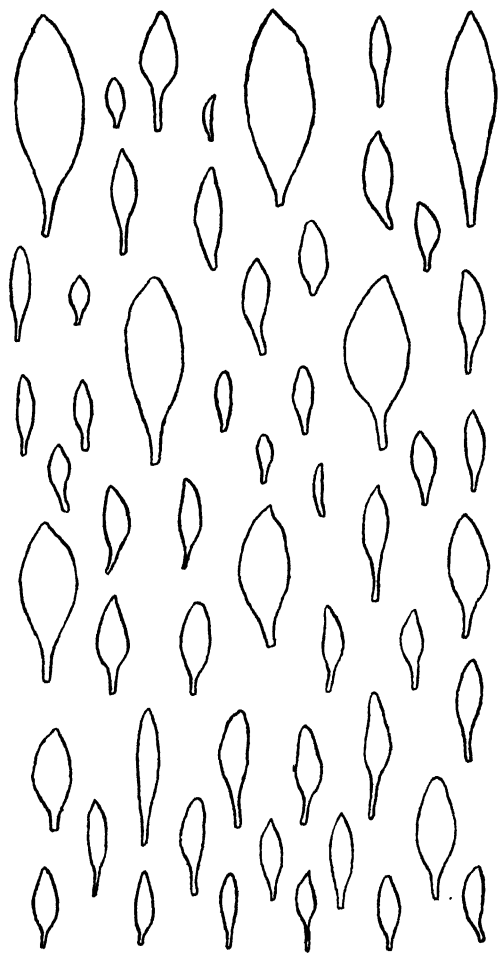


Fig. 2. Outlines of leaves of 54 F_2 plants.

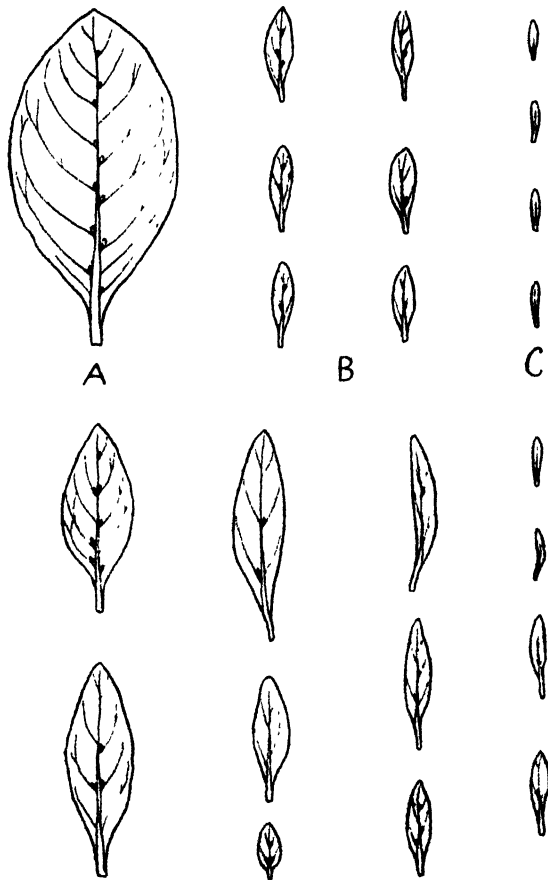


Fig. 3. A: *Coprosma robusta*.
 B: F_1 hybrids.
 C: *Coprosma propinqua*.
 Below: F_2 hybrids.



Fig. 4. F_2 hybrids, nos 1 and 26.

Photo H. DRAKE.



Photo H. DRAKE.

Fig. 5. F_2 hybrids, nos. 28, 7 and 24.



Photo H. DRAKE.

Fig. 6. F_2 hybrids, nos 34, 49, 19 and 16.

ERFELIJKHEIDSONDERZOEK VAN VIJF GEVALLEN VAN DE ZIEKTE VAN VON RECKLINGHAUSEN

door

G. P. FRETTS

De erfelijkheid van multiple neurofibromatose is uitvoerig beschreven door CH. B. DAVENPORT en S. A. PREISER (1918). Zij geven een overzicht van 243 gevallen uit de literatuur en geven 34 stamboomen. Uit deze blijkt volgens de auteurs de dominante overerving van den erf-factor, die deze ziekte veroorzaakt.

G. HOEKSTRA (1921) onderzocht de erfelijkheid, vooral in verband met het ontstaan van de ziekte door trauma en met de neiging, om kwaadaardig te worden. Hij geeft 60 stamboomen (uit de literatuur). De rol van het trauma treedt op den achtergrond, maligniteit uit zich vooral volgens HOEKSTRA in latere generaties.

Van de 5 gevallen, waarvan ik hier de erfelijkheid meedeel, is het eerste een geval van centrale neurofibromatose, dat ik microscopisch-anatomisch onderzocht heb (1928*a*), de andere 4 gevallen zijn mij mee gedeeld n. a. v. een voordracht voor het Klinisch Genootschap te Rotterdam (1928*b*).

Ik publiceer deze gevallen niet als sterk sprekende voorbeelden van erfelijkheid, maar omdat ik van deze families de erfelijkheidsverhoudingen zoo volledig mogelijk naging. Het zijn de mij in Rotterdam bekend geworden gevallen van de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN, zooals SIEMENS (1926) ruim 20 gevallen in München kon verzamelen:

Geval I, G. L. In deze familie vind ik, zooals blijken zal, eenige verschijnselen, die met het optreden van de ziekte verband kunnen houden. Dergelijke aanwijzingen vindt VAN BOUWDIJK BASTIAANSE (1922) voor gevallen van tubereuse sclerose.

Mijn *geval 1* betreft een vrouw, die bij hare opname in het ziekenhuis 24 jaar oud was. De ziekte is op 12 jarigen leeftijd verschenen. Patiënte had toen een ptosis paralyticus dexter, waartegen een operatie verricht werd. Ook had zij een hoogen stand van den rechter mondhoek; er was doofheid en er kwamen loopstoornissen. Later is patiënte geheel doof geworden. Patiënte was bij haar opname op haar rechter oog geheel, op haar linker oog bijna geheel blind; de fundus vertoonde belangrijke afwijkingen. Over den romp waren tumoren met een livide tint onregelmatig in de huid verspreid. Op den rug bevond zich een papilloom. Bij de sectie werd beiderzijds een acusticustumor gevonden, terwijl kleine tumoren aan andere hersenzenuwen aanwezig bleken te zijn. Deze tumoren hadden den bouw van fibroendothelomen (neurofibromen). De n. opticus vertoonde atrophie.

De erfelijkheidsverhoudingen ¹⁾ blijken uit den stamboom ²⁾, bij welken ik de volgende opmerkingen voeg.

1) Deze zijn nagegaan in 1927 en '28, dus ruim een jaar na den dood van patiënte. De vorm van mijn overzicht sluit aan bij dien van PEARL 1927.

De inlichtingen zijn hoofdzakelijk verkregen van den vader III 6, de moeder III 40 en de leden van dit gezin door persoonlijke bezoeken. Ook zijn de broers en zusters van den vader, de zuster van de moeder en nog enkele andere familieleden persoonlijk bezocht. Ik vind deze bezochte personen in 't algemeen slechts middelmatig gunstig materiaal voor familie-onderzoek. Zij waren wel welwillend, maar wenig op de hoogte en weinig geïnteresseerd.

2) Lees in de onder fig. 1 geplaatste verklaring na *psychose* - *psychotic*, lees laatste regel dezer verklaring: Index numbers above ages below.

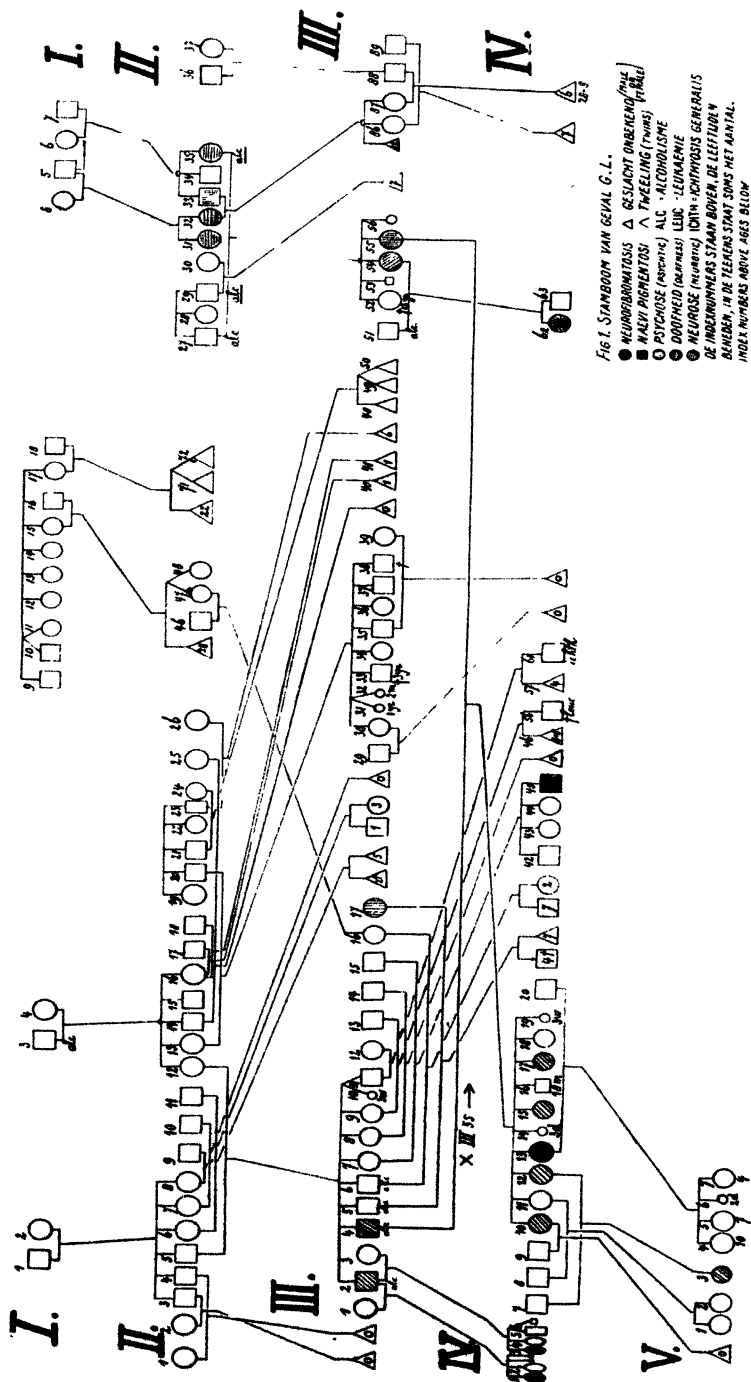


Fig. 1

De broeders en zusters. Patiënte is uit een huwelijk van 10 kinderen geboren (stamb. IV 10—19).

IV 10, 30 jaar. Zwak als kind; nerveus. Voldoende schoolvorderingen. Op 23 jarigen leeftijd getrouwd; geen kinderen.

Zij heeft aan de bovenlip in het lippenrood rechts een klein bruinblauw vlekje. Op het gelaat om den neus zijn kleine gezwellen. Er komt er ook wel eens een bij. Onder den arm bevindt zich ook een bruine vlek; ook zijn er bultjes in den oksel. Zij heeft veel hinder van hoofdpijn.

IV 11, 29 jaar. Drie jaar geleden geopereerd aan galblaas wegens galsteenlijden, waarbij groote steenen gevonden zijn. Overigens zeer gezond; 6 jaar gehuwd; twee kinderen resp. 6 en 4 jaar; beide gezond.

IV 12, 24 jaar. Voldoende schoolvorderingen. Gezond. Nerveus en gevoelig; huilt vlug. Gehoor en gezicht heel goed. Vier jaar gehuwd, heeft een gezond kind van 3 jaar.

Deze vrouw heeft verschillende vlekjes in het gelaat. Tijdens haar graviditeit namen deze toe. Een grooter is na de bevalling door een medicus verwijderd. Volgens hem was dit waarschijnlijk een naevus pigmentosus. Thans keeren deze vlekjes weer terug. Op den arm zijn ook kleine bruine vlekjes, die echter meer wratachtig zijn. De kleur is in verschillende nuances van bruin, evenals café au lait. Een zestal kleine, in de huid voelbare tumoren ziet men dicht bij elkaar op de linkerwang.

Haar dochttertje V 3 heeft een klein donkerbruin vlekje op de rug-huid.

IV 13, onze patiënte (zie blz. 348). Van aard zenuwachtig. Schoolvorderingen voldoende. Gehuwd. Haar echtgenoot was een zeeman, die lues had. Zij had vier kinderen:

V 4, 10 jaar, gezond, kortademig.

V 5, 7 jaar, heel moeilijk kind van geboorte af. Zij is echter later veranderd en verbeterd.

V 6, een meisje, dat slechts twee dagen oud geworden is.

V 7, 4 jaar, een gezond meisje, een stil kind.

Deze kinderen heb ik niet gezien.

IV 14, onvoldragen, 8 mnd., stierf na drie dagen. Geen bijzondere afwijkingen.

IV 15, 16 jaar. Heeft van haar vierde jaar af een dikte aan de kin, lymphkliertuberculose, waartegen ze poliklinisch behandeld wordt

met bestraling. De diagnose is lymphomata colli, genezen met doorbraak. „Het komt mij voor”, schrijft de geneesheer, „dat zij vrij veel naevi pigmentosi heeft, in het gelaat en aan den romp. Opvallend talrijk zijn zij echter niet”.

IV 16, stierf 18 mnd. oud aan slijmhoest. Te voren zeer gezond kind.

IV 17, 13 jaar. Schoolvorderingen goed. Aan de buigzijde van den linkeronderarm heeft zij twee groote donkerbruine moedervlekken; ook een aan de rugzijde van de hand. Ook aan het bovenbeen, aan de achterzijde van de dij, vertelt ze, dat een groote moedervlek voorkomt. Bovendien is er in de lies een vlek met „worteltjes”, dus een grotere wrat, een papilloom.

IV 18, schoolvorderingen goed.

IV 19, stierf, 3 weken oud, aan slijmhoest.

In deze groep van tien kinderen waren negen meisjes en één jongen. De intelligentie van alle kinderen is voldoende, van één, IV 17, zelfs goed. Eenige kinderen zijn nerveus. Van de zeven kinderen, die in leven gebleven zijn, is het algemeene voorkomen van abnorme pigmentaties en van andere huidtumoren opmerkelijk. Eén heeft lymphomata colli. Slechts twee kinderen hebben geen naevi.

De ouders zijn:

III 4, de vader, 54 jaar, altijd gezond geweest, los werkman, havenarbeider. Goedmoedig, matig intellect. Weinig belangstelling, slecht geheugen. Heeft in zijn leven veel gedronken. Van zijn 28—40ste jaar heeft hij niet gedronken, „om het verdriet, dat hij zag, dat hij zijn vrouw aandeed”. Van zijn 40ste tot zijn 48ste jaar heeft hij opnieuw gedronken. Toen is hij er mee opgehouden, „omdat hij zichzelf zag te gronde gaan”. Op zijn 28ste jaar was hij al vier jaar getrouwd en waren reeds vier kinderen geboren.

Deze man heeft een groote „moedervlek” van enkele cm². oppervlakte, midden op den rug gehad, een „soort wrat” met worteltjes, een papilloom dus; een naevus met papuleuze erupties. Hij had er den laatsten tijd last van, bij het dragen van lasten en door het schrijnen der kleding. Dit papilloom is van de geboorte af aanwezig geweest, doch den laatsten tijd werd het gezwel iets groter. Op raad van den dokter is het ongeveer zes jaar geleden in het ziekenhuis weggenomen. Ook verschijnen er herhaaldelijk kleine gezwellen in de huid van de armen, die echter ook weer verdwijnen. Verder heeft deze man veel

hinder van aangezichtspijn (alcoholneuritis?). Geen doofheid, goed gezicht.

III 55, de *moeder*, 52 jaar. Gezond maar zenuwachtig. Is 20 jaar geleden wegens zwaarmoedigheid 1.5 à 2 jaar verpleegd in de zenuwafdeeling van het ziekenhuis. Voordien is deze vrouw drie maal korten tijd in het ziekenhuis verpleegd om dezelfde redenen.

Zij heeft geen bijzondere pigmenteringen. Geen doofheid. Goed gezicht. Verstandelijk vrij goed ontwikkeld. Nog licht gedeprimeerd (zie blz. 353).

III 2—11. *De broers en zusters van den vader.*

Aan de uitvoerige aantekeningen ontleen ik het volgende. De oudste broer drinkt nog al, heeft een groote naevus op den rug en een in de lies. De oudste dochter uit het eerste huwelijk IV 1 is nerveus en heeft verschillende naevi. De oudste dochter uit het tweede huwelijk IV 3 is zeer nerveus en heeft een groote naevus pigmentosus op den rug, die zich boven het oppervlak der huid verheft, ook een aan den arm en eenige kleine verspreid over het lichaam. Ook heeft zij hardnekkige wratten.

De jongste kinderen IV 5 en IV 6 zijn een tweeling. De moeder vertelt, dat in hare familie ook wel eens een tweeling voorgekomen is.

Een andere broer III 5 gebruikt nog al wat, doch minder dan III 2 en is getrouwd met een vrouw III 17, die wegens depressie 1½ jaar in een krankzinnigengesticht is verpleegd. Geen mededeelingen van naevi, ook niet bij de kinderen.

III 6, is een stevige gebruiker. Van de negen kinderen heeft de oudste zoon een naevus pigmentosus op het voorhoofd; de jongste dochter heeft meerdere naevi, b.v. één onder den linker mondhoek; de jongste zoon heeft een groote naevus op den linker schouder en in den hals ook enkele (niet in Fig. 1 aangegeven). De echtgenoot III 16 heeft tweelingen in hare familie (zie fig. 1).

Van III 7 heeft de jongste zoon IV 45 vele naevi pigmentosi op de linker gezichtshelft, ze zijn lichter of donkerder bruin, komen iets boven het niveau van de huid uit; ook in den hals en bij den mondhoek zijn naevi aanwezig. Dit aantal is zeker abnormaal groot. Het gehoor is goed; de jongen is myoop evenals de moeder.

III 11 heeft een tweelingzusje III 10, dat jong overleden is. Een zoon IV 61 lijdt aan ichthyosis generalis, die in de familie van zijn

moeder III 12 voorkomt, en in deze geslachtsgebonden overgeërfd wordt heeft geen zin.

In deze groep van broers en zusters van den vader van de patiënte is van belang het voorkomen van huidtumoren, vooral als naevi pigmentosi bij den vader, bij een broer van den vader en bij verschillende kinderen van broers en zusters van den vader. Ook is opmerkelijk het alcoholgebruik van den vader en van drie van zijn broeders. Tuberculose, waarnaar gevraagd is, komt in deze groep niet voor. De intelligentie is matig.

Van *de broers en zusters van de moeder* III 52 tot III 56 is slechts een zuster in leven; zij is een nerveuse vrouw, die herhaaldelijk in geneeskundige behandeling is. Haar man werkt in een brouwerij. Twee kinderen. Weinig intelligente familie.

Deze zuster heeft een eenigszins gepigmenteerde streep in het gelaat, over de wang, die iets wisselend in intensiteit is. Haar zuster dus III 55, de moeder van patiënte, zou ook bruine plekken in het gelaat hebben (blz. 352). De dochter IV 62 heeft een moedervlek op den schouder.

Van den *grootvader van vaderszijde* II 5, zijn broers en zusters II 3 tot II 8 en hunne families, is weinig mede te deelen. De grootvader is op 42-jarigen leeftijd gestorven, leed aan een borstkwaal, asthma; dronk niet. Twee broers en een zuster waren gehuwd en kinderloos. Eenigen houden een café, bijzonderheden over alcoholgebruik zijn niet bekend.

Van *de grootmoeder van vaderszijde* II 12 en van haar broers en zusters II 12 tot II 16, valt ook weinig te vermelden. De grootmoeder is slechts 65 jaar geworden, was uitgeleefd. II 13 leeft nog en is door mij persoonlijk bezocht. Abnorme pigmenteringen zijn in dit gezin niet bekend. De moeder, II 13, is een oude oordeelszwakke vrouw. Dit wordt ook van haar zuster II 16 meegedeeld. Onder denegen kinderen III 30—III 38 is een tweeling (vergl. blz. 352, III 11). In het gezin van den broer, II 21, van den man, II 20 is ook een tweeling (III 49 en III 50). Van de negen kinderen III 30—III 38 zijn er slechts twee gehuwd, zonder kinderen (III 30 en III 35). Geen tuberculose, geen mededeelingen over alcoholmisbruik. Weinig intelligente familie.

De *grootvader van moederszijde* II 27 is 65 jaar geworden en aan apoplexia cerebri overleden. Hij was geregelde gebruiker. Goed karakter en humeur. Een broer II 29 is ruim 50 jaar oud aan apoplexia cerebri overleden. Was kastelein en erge alcoholist.

De *grootmoeder van moederszijde* (II 35) is op 83-jarigen leeftijd van ouderdom gestorven. Ongemakkelijk humeur, nooit ziek. Was doof sinds de geboorte van haar dochter III 54. Deze vrouw gebruikte volgens mededeelingen van verschillende familieleden veel alcohol.

Een broer II 33 heeft een psychotischen toestand doorgemaakt in aansluiting aan een hersenziekte, is een jaar verpleegd en genezen ontslagen.

Van de *overgrootouders* (I) is alleen bekend, dat I 3, dus de vader van de moeder van den vader van patiënte misbruik van alcohol maakte. Van de ouders (I 6 en I 7) van de moeder van de moeder zijn geen bijzonderheden te vermelden.

Samenvatting. Onder de familieleden, van onze patiënte, voor zoo ver ze in den stamboom zijn opgenomen, komen dus geen gevallen van neurofibromatosis voor. Onder de broers en zusters zijn abnorme pigmentaties en huidtumoren gevonden. Deze komen ook voor bij den vader en bij een broer en onder de kinderen van twee broers en een zuster van den vader. Bij de moeder van patiënte en bij hare broers en zusters komen geen abnorme pigmentaties voor (met uitzondering van de zuster van de moeder en haar dochter, blz. 353). Onder de broers en zusters van den vader is een vrij sterk alcoholgebruik. De intelligentie is in het algemeen matig. Er zijn enkele tweelingen in de familie verspreid. In de familie van moederskant komen psychoses en nervositeit voor, verder is er sterk alcoholgebruik, vooral door de ouders van de moeder. De moeder van de moeder was doof. Ook in de familie van de moeder is een matige intelligentie. Kinderen, die de school voor achterlijke kinderen bezoeken, worden niet vermeld.

Tuberculose komt niet of heel weinig in de familie van beide zijden voor.

We hebben hier dus een geval, waar een geval van zenuwziekte voorkomt in een familie, die meerdere afwijkingen vertoont.

Geval 2. T. M. (meegedeeld door Dr. BOEVÉ). Inlichtingen van de moeder, den patiënt en drie broers.

Hij is een jongen van 20 jaar (fig. 2, III 8) en heeft (volgens mededeeling van Dr. BOEVÉ) groote huidgezwollen en talrijke tumoren langs de zenuwen van den linkerarm, die veel dikker is dan de rechter en een skoliose.

Bij de geboorte was pat. normaal. Toen hij 1½ jaar was, is hij een

half jaar in het ziekenhuis verpleegd wegens empyema en pneumonie (volgens inlichtingen van het Ziekenhuis). Daarna maakte hij het goed en ging, toen hij zes jaar was, naar school. Hij heeft tot zijn tiende

GEVAL 2. T.M.

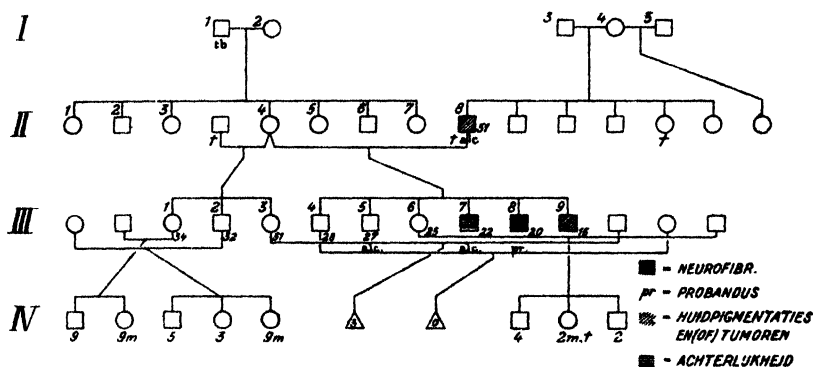


Fig. 2

jaar schoolgegaan. Hij kon wel mee, doch was liever vrij. Hij is van lieverlee kromgegroeid. Het zitten in de bank werd bezwaarlijk; op zijn tiende jaar verliet hij de school.

Pat. is wegens zijn skoliose behandeld, heeft een gipsverband gehad (Dr. JAGERINK deelt mij mee, dat voor de aetiologie van de skoliose, de Röntgenfoto's meer wijzen op osteomalacie en dus ook op de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN dan op rachitis en op tuberculose). Pat. heeft geen tuberculose. Hij is nu gauw moe, kan niet meer alleen de trappen af. Hij is meestal goed gehumeurd en heeft belangstelling voor zijne omgeving.

Bij bezichtiging van pat. blijkt de linkerarm zeer dik, de huid is ruim en vormt slappe zakken. In den bovenarm is een week gezwel. Over den rug en den nek ligt de huid ook in plooiën en vormt zakken; de huid er over is veranderd: iets donkerder en iets geschubd. De handen zijn misvormd. Er zijn kleine gezwelletjes in het gelaat.

Pat. heeft een tumor zoo groot als een duivenei op het voorhoofd; de huid erover is rood en zeer gespannen; de tumor is hard en elastisch. Hij heeft deze tumor al een jaar of zeven.

We hebben hier met een bijzonderen vorm van de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN te doen met elephantiastische weeke gezwellen. (SIEMENS 1926c, p. 93, A. WESTPHAL 1928, p. 275).

Van de *broers en zusters* (fig. 2, III 1—9) maken twee broers (III 5 en III 7) wel misbruik van alcohol. Bovendien is III 7 achterlijk (heeft de school niet afgeloopen, is meermalen blijven zitten).

Deze broer (III 7) heeft een moedervlek op de borst. De jongste broer (III 9) heeft verscheiden moedervlekken in het gelaat; een grotere, vlakke, in de rechter oorschelp van 1 cM². oppervlakte; één op den neus, één naast den neus rechts, één op de wang links en ook één rechts onder het oog. Hij heeft een huidfibroom op de punt van den neus en veel puistjes om de kaak. De school heeft deze jongen geheel afgeloopen, doch hij bleef weleens zitten. Hij is veranderlijk en thuis nogal eens ontstemd; had al zeven verschillende werkkringen (is 16 jaar).

De *vader* (II 8) is 5 jaar dood. Was de laatste jaren van zijn leven in het Tehuis voor ouden van dagen, overleed aan apoplexie (meded. v. geneesheer).

Van zijn vak was hij rangeerder aan het spoor, had ongeveer 15 jaar geleden een ongeluk. Daarna was hij mank; heeft ook zijn been gebroken.

Toen hij nog thuis was, verwaarloosde hij zichzelf zeer, was uiterst slordig, dronk en was ruzieachtig.

Hij had een knobbel op het voorhoofd; ongeveer op dezelfde plaats als zijn zoon, de patiënt.

De *moeder* is een gezonde vrouw, „haastig”; heeft hard gewerkt voor haar gezin. De vrouw was den man de baas. Hare broers en zusters (II 1—7) zijn gezond; geen t.b.c.

Van de *ouders van den vader* (I 3—4) is de vader betrekkelijk jong overleden, de moeder (I 4) was mank, had haar been gebroken.

Van de *ouders van de moeder* (I 1—2) is de vader op 64-jarigen leeftijd aan een borstkwaal overleden, hoestte, de moeder van ouderdom, 84 jaar.

Van geval 2 zijn van belang de huidpigmentaties van twee broers van patiënt, de huidtumor van den vader, de geestelijke achterlijkheid van een broer, het alcoholgebruik van den vader en twee broers. Het geestelijke niveau van de broers en zusters is vrij laag. Tuberculose wordt alleen van den grootvader van moederszijde vermeld.

Geval 3. Aa P. (meegedeeld door Dr. WAGENER). Inlichtingen van den vader. Fig. 3.

Ze is een meisje van 23 jaar en is de oudste uit een gezin van elf kinderen. Alle kinderen kunnen goed leeren, sommige zelfs heel goed.

Enkele zijn nerveus, en lichamelijk zwak; dit zijn de kinderen met lichte oogen en blond haar, evenals de moeder. V IV 3 is geopereerd, volgens mededeeling van den chirurg, wegens genu valgum, waarschijnlijk rachitis. De vader is donker.

GEVAL 3. AA. P.

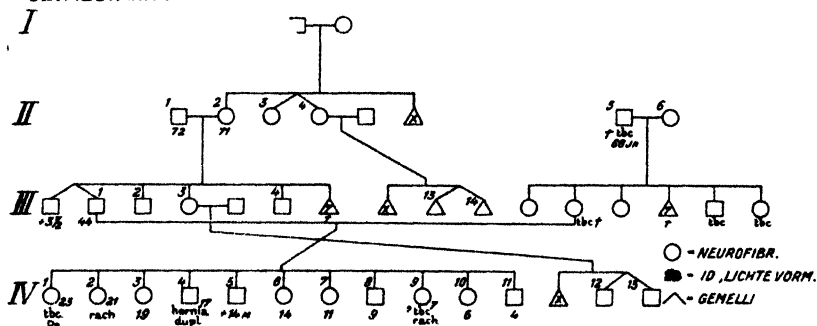


Fig. 3

Pate (IV 1, Pr.) lichte oogen en blond haar; is driemaal in het Ziekenhuis opgenomen geweest, ook is ze door het consultatiebureau voor tuberculose behandeld. De diagnose is longtuberculose. Bij haar laatste opname in het Ziekenhuis vermeldt de ziektegeschiedenis als diagnose nerveuze maagklachten. De reactie van VON PIRQUET was sterk positief, er waren enkele knappende rhonchi rechts achter boven; in het sputum zijn geen tbc-bacillen gevonden. Hoofdpijn, zeer nerveus. Pate heeft op den rechterarm een gepigmenteerde vlek. Enkele kleine tumoren zijn te voelen op den rechter onderarm; zij zijn niet druk-pijnlijk, de huid is niet veranderd.

Op de rechterheup is een zelfde tumor. Pate is thans in betrekking als dienstmeisje.

De vader (III 1) is de overlevende van een tweeling. Hij is donker en heeft bruine oogen. Kon op school goed mee. Van werkkring is hij eenige malen veranderd. Was eenige jaren in een distilleerderij werkzaam, gebruikte toen nog al alcohol. Hij maakt geen misbruik, maar is er niet afkeerig van. Is werkeloos geweest, toen bootwerker. Nu al sinds vele jaren incasseerder en kantoorlooper bij eene reederij. Hij heeft longontsteking gehad. Hij is niet nerveus, wel driftig.

Op den bovenarm heeft de vader een moedervlek, iets kleiner dan een dubbeltje. In den rechter onderarm, aan de buigzijde, heeft de vader (door mij gezien) twee vrij groote tumoren (ovaal); ze zijn niet

drukpijnlijk. De huid is niet veranderd. Dus evenals bij de *pate*.

Alle broers en zusters van den vader (III 1—4) zijn verstandelijk en sociaal volwaardig.

Van pigmentvlekjes en gezwellen bij zijne broers en zusters en zijne ouders weet *ref.* niets. Ook bij zijne kinderen zijn ze niet, behalve bij zijne oudste dochter (*d.i. pate*).

Zijn zuster (III 3) heeft een tweeling (IV 12, 13).

Van twaalf kinderen zijn er maar vier overgebleven (III 1—4). Geen alcoholmisbruik.

De *moeder* is overleden aan tuberculeuze meningitis (uit aant. Ziekenhuis). Zij was nerveus. Is van struma geopereerd. Was eene goede opvoedster van de kinderen en goed in de huishouding. Opzij van het gelaat had zij een kleine moedervlek.

De moeder is uit een gezin van ongeveer twaalf kinderen. Na de derde zuster zijn er een paar overleden. Een broer heeft tuberculose, de jongste zuster heeft eveneens tuberculose.

Er is geen alcoholmisbruik in de familie van de moeder, er zijn geheelonthouders bij.

De *grootvader van vaderszijde* (II 1) is nu 72 jaar. Hij is driftig; zenuwachtig, maakt vreemde, ongewilde bewegingen. Had een keer longontsteking. Groote wilskracht.

De *grootmoeder* is 71 jaar. Zij lijdt sinds jaren aan reumatiek. Is in het ziekenhuis verpleegd geweest wegens gastroenteritis en wegens paratyphus (Ziektegesch. bevat niets in verband met dit onderzoek).

De grootmoeder heeft tweelingzusters (II 3—4). Eén van deze heeft ook een tweeling (III 13—14).

De *grootvader van moederszijde* is op 66-jarigen leeftijd overleden aan tuberculose (II 5). Was nerveus, bootwerker, een aardige man.

De grootmoeder (II 6) leeft nog. Heeft een „zwakke borst“, hoest veel, doch niet ernstig. Is een verstandige vrouw.

In geval 3 is belangrijk, dat de vader ook aan de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN blijkt te lijden, in een lichten vorm. Treffend is de overeenkomst in de localisatie van de tumoren. Erfelijkheid van localisatie is onderzocht. SIEMENS (1926) vindt ze ook vaak niet. ESTABROOK (1928) vermeldt een voorbeeld.

Er is nerveusiteit en veel tuberculose in de familie van de moeder van patiënte; *pate* zelve heeft ook lichte tuberculose. Deze familie is verstandelijk volwaardig.

Geval 4. Ae. K. (meegedeeld door Dr. VAN DIJK). Inlichtingen van de zuster. Fig. 4.

Pate is eene vrouw van 36 jaar, ongehuwd, wordt verpleegd in St. Anthoniusgesticht (III 4, Pr.). Toen ze 4 jaar oud was, kreeg ze

GEVAL 4. A¹K.

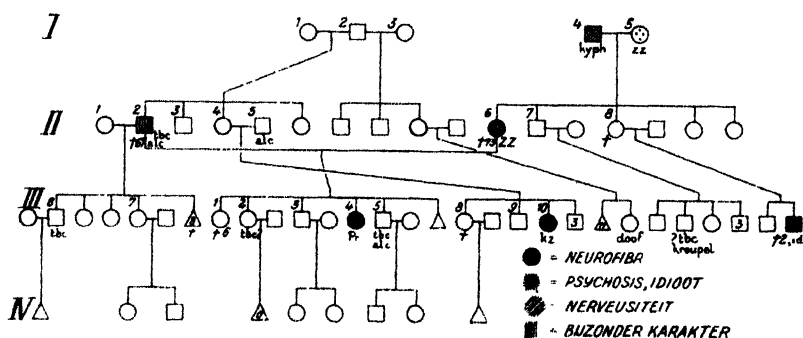


Fig. 4

een „bruine vlek” op den schouder. Het lijden heeft zich geleidelijk ontwikkeld. De arm hing wat neer; het was een zwaktetoestand in één arm en één been. De dokter verbood naar school gaan. Ze is in het Academisch Ziekenhuis in Leiden en ook in Den Haag opgenomen geweest.

Na haar 13e jaar kwamen er ook gezwellen; de vlekken op den schouder en in de zij gingen opzetten.

Pate. is verstandelijk wel goed; ze was altijd thuis, doch kon in de huishouding niet veel helpen.

Toen pate 23 jaar was, is ze in de oorstreek geopereerd van een dergelijk gezwel. De ziekte heeft zich steeds verder ontwikkeld. Pate is nu al vijf jaar in het St. Anthoniusgesticht. Den eersten tijd was ze nog wel op en deed eenige bezigheden. Zij is anderhalf jaar bedlegerig. Er zijn zeer groote hangende gezwellen, die soms heftige bloedingen geven. Ook zeer vele kleine fibromen zijn er.

Een zuster (III 2, de ref.) is „niet sterk op de longen”, heeft longontsteking en pleuritis gehad, was vijf weken in het ziekenhuis, is nerveus, psychisch labiel.

Alle broers en zusters kunnen goed leeren.

Een broer (III 3) heeft ook longontsteking gehad. Een andere broer (III 5) had als kind lymphomata colli.

Als jongen van 18 jaar kon hij zich moeilijk in de maatschappij staande houden (alcohol, venerische infectie). Houdt veel van spel (evenals zijn vader).

De broers en zusters, eigen en half-, hebben geen van allen pigment-vlekken of huidgezwellen.

Van de acht meestal jong gestorven kinderen uit het eerste huwelijk van den vader zijn twee meisjes, resp. op 18 en op 17-jarigen leeftijd aan tuberculose gestorven.

De *vader* is op 67-jarigen leeftijd gestorven (II 2). Had tuberculose, was zes of zeven jaar ziek vóór zijn overlijden. Had ook tien jaar vroeger een langdurige longontsteking gehad.

In zijne zaken is hij zeer achteruit gegaan, speculeerde. Hield veel van spel. Hij had een goed verstand, maar gebruikte wel alcohol.

De *moeder* (II 6) is op 73-jarigen leeftijd overleden. Is nooit ziek geweest. Ze was klein. Zij is plotseling door een beroerte in den tijd van eene week overleden. De moeder is elf jaar ouder dan de vader, was bij haar huwelijk 33 jaar.

Refe deelt mee, dat de eerste bevalling van hare moeder thuis gebeurde en zeer moeilijk was. Volgende bevallingen hadden in het Academisch Ziekenhuis in Leiden plaats. Volgens inlichtingen van Prof. VAN DER HOEVEN zijn er aantekeningen van drie bevallingen, de eerste, de tweede en de derde. Ze zijn alle drie forcipaal getermineerd, omdat de vrouw onhandelbaar lastig werd. We hebben hier dus met een zeer nerveuze, misschien hysterische vrouw te doen (II 6).

Van een *zuster van den vader* (II 4) wordt een dochter sinds jaren wegens godsdienstwaanzin in een gesticht verpleegd (III 10; een broer III 9 was als jongen ondeugend en is als volwassene veranderlijk).

Het is aan refe niet bekend, of in de familie van den man (II 5) van deze zuster van den vader krankzinnigheid voorkomt. De man gebruikt wel alcohol, was zijn heele leven rentenier, zit in armbesturen en dergelijke.

Een *zuster van de moeder* (II 8) had een idioot zoontje, dat jong, 2 jaar, gestorven is.

De *grootvader van moederskant* (I 4) was „een mismaakt mannetje”, had een bult.

De *grootmoeder van moederskant* (I 5) was de laatste jaren van haar leven zeer stil en gedrukt, steeds onder behandeling van den dokter.

In geval 4 hebben we in de familie geen andere gevallen van neuro-

fibromatose. Van huidpigmentaties of huidgezwellen kan niets worden meegedeeld. Onder de broers en zusters is veel tuberculose en ook nerveuziteit. De verstandelijke ontwikkeling is voldoende. De vader had tuberculose, gebruikte alcohol en ging door speculeeren maatschappelijk te gronde. Een dochter van een zuster van den vader is krankzinnig. De moeder van pate was nerveus met hysterische verschijnselen. Een zoontje van een zuster van de moeder was idioot. De grootvader van moederskant had een bochel, de grootmoeder was op het eind van haar leven zenuwziek. ELLER (1928) vermeldt een geval, waar in een familie drie kinderen van een lijder aan de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN de ziekte in een onvolledigen vorm hadden en waar het vierde kind een kyphoskoliose had.

Geval 5. Ja. Z. Ch. (meegedeeld door Dr. WAGENER). Refen zijn de patiënte en hare moeder. Fig. 5. Pate is de jongste van de broers en zusters (III 14). Zij is eene vrouw van 40 jaar, is gehuwd en heeft

GEVAL 5. JOHA Z. CH.

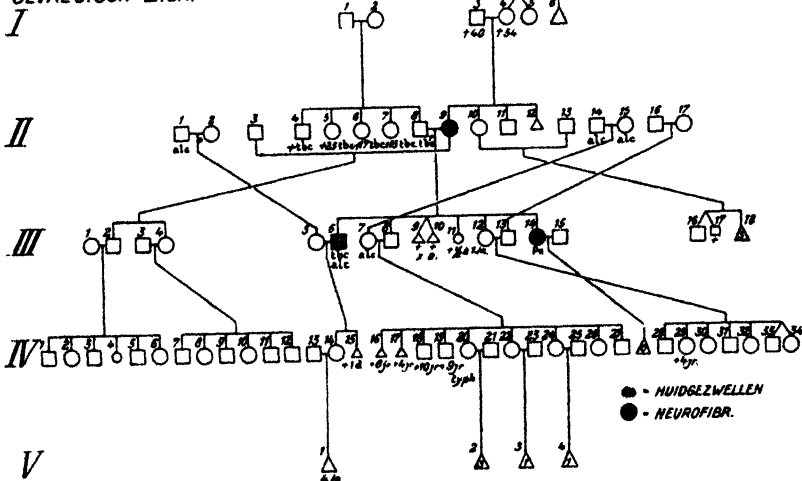


Fig. 5.

geen kinderen. Pate heeft veel kleine fibromen op het gelaat, de borst en de schouders; ook zeer vele pigmentvlekjes van café au lait kleur. De „vlakken” heeft pate altijd gehad, zooals ze zegt, de fibromen zouden gekomen zijn in haar huwelijk; pate is negen jaar getrouwd. Pate is „zwak van de zenuwen”. Hare verstandelijke ontwikkeling is voldoende.

Van de broers en zusters heeft een halfzuster (III 4) „last van de zenuwen en is veel onder doktershanden”. Een broer gebruikt alcohol en is geopereerd (waarschijnlijk t.b.c. van de testikels, volg. inlichting van den medicus). Deze broer (III 6) heeft, zooals de moeder vertelt (en door den arts is bevestigd), eenige gezwelletjes in het gelaat (om de oogen), evenals de moeder. De overige broers en zusters hebben geen huidfibromen en geen huidpigmentaties. Van de veertien kinderen van een anderen broer (III 8) zijn er vele jong gestorven; vijf kinderen in leven leeren slecht, blijven vaak op school zitten en zijn zenuwachtig. De moeder van deze kinderen (III 7) is een minder gunstig bekend staande vrouw, zij drinkt en hare ouders dronken ook. Een zuster van pate (III 12) is zenuwachtig, heeft een tweeling (IV 33—34). Onder de broers en zusters is een tweeling (III 9—10), die na één dag gestorven zijn. Een zuster van de moeder (II 10) heeft ook een tweeling (III 16—17), waarvan één overlevend is. De moeder van de moeder is ook één van een tweeling (I 4—5).

De *moeder* van pate (II 9) is 76 jaar, is een eenigszins versufte vrouw. Zij heeft een viertal kleine gezwellen in de huid van het gelaat; ze groeien niet en er komen er niet bij. De moeder heeft uit twee huwelijken zes kinderen in leven; er zijn er negen geweest.

In de familie van de moeder, onder hare zusters en broers (II 9—12), hare ouders (I 3—4) zijn geen bijzondere ziekten. Geen tuberculose.

De *vader* van pate (II 8) was den laatsten tijd van zijn leven ziekelijk, leed aan tuberculose en is op 63-jarigen leeftijd gestorven. Een broer van den vader (II 4) is aan keeltering gestorven. Drie zusters van den vader zouden volgens ref^e kort na elkaar aan tuberculose gestorven zijn, resp. 23, 17 en 13 jaar oud.

De *grootouders van vaderskant* (I 1,2) zijn vroeg gestorven. De vader van pate was 9 jaar, toen zijne moeder, en 16 jaar, toen zijn vader stierf.

In de familie van geval 5 is niemand lijdende aan neurofibromatose. Van den kant van de moeder zijn er huidgezwellen (de moeder, een broer) en tweelingen. Pate is nerveus evenals een broer en zuster. Eén broer gebruikt alcohol. Van den kant van den vader is er veel tuberculose.

Deze laatste patiënte, geval 5, is gehuwd en heeft geen kinderen. Van mijne vijf patiënten zijn alleen de eerste en de vijfde gehuwd. Geval één had vier kinderen (blz. 350).

SIEMENS (1926) en FISCHER (1926) wijzen op de geringe vruchtbaarheid van de lijders aan de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN.

SAMENVATTING.

Van 5 gevallen van de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN is de erfelijkheid onderzocht (Fig. 1—5). Alleen in geval 3 komt de ziekte bij een ander familielid (den vader) voor.

We vinden in de families van onze patiënten huidpigmentaties en huidgezwollen, tuberculose, nerveuziteit, verstandelijke achterlijkheid, alcoholmisbruik, tweelingen, kyphosis.

In de families van deze willekeurig gekozen 5 gevallen van de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN komt de ziekte dus veel minder vaak ook onder andere familieleden voor, dan uit de samenstelling van de in de litteratuur verspreide gevallen zou blijken (DAVENPORT and PREISER, 1918, HOEKSTRA 1921).

Ook SIEMENS, die 22 gevallen in München onderzocht, deed deze ervaring (1926c) op.

Mijne 5 gevallen verschillen in klinisch uiterlijk onderling zeer.

Het feit, dat in het geval met elephantiastische weeke gezwollen (geval 2, SIEMENS 1926, A. WESTPHAL 1928) een broeder meerdere naevi pigmentosi in het gelaat had, is een steun voor de diagnose.

In geval 3 zijn de tumoren aan den onderarm bij den vader op dezelfde wijze gelocaliseerd als bij de dochter.

Van de 5 gevallen zijn er twee gehuwde vrouwen (geval 1 en 5). De eerste patiënte had drie kinderen, de vijfde geene. SIEMENS (1926) en FISCHER (1926) wijzen op de geringe vruchtbaarheid van de lijders aan de ziekte van VON RECKLINGHAUSEN.

Het is mogelijk, dat het optreden van de ziekte berust op de samenwerking van meerdere invloeden.

Wat b.v. het voorkomen van alcoholisme in deze families betreft, zoo vindt ook RÜDIN in zijn groote materiaal van lijders aan dementia praecox, in de families, waar in de ascendentie alcoholisme voorkomt, een grooter aantal lijders aan dementia praecox dan in de families zonder alcoholisme.

De erfelijkheid van sommige afwijkingen bij den mensch is enkelvoudig. De aanwezigheid van één gen bepaalt daar het voorkomen van de afwijking (zie b.v. het bij dit onderzoek gevonden geval van ichthyosis generalis, blz. 353. Het is mogelijk, dat de

vele stamboomen, die van neurofibromatose bekend zijn (blz. 1), ook op dezen eenvoudigen vorm van erfelijkheid wijzen. Daarnaast moeten we voor gevallen, als de hier gepubliceerde, het ook mogelijk achten, dat een ziekte, als verschijnsel, uit de samenwerking van meerdere erfactoren en van bepaalde uitwendige omstandigheden ontstaat.

RESUMÉ.

DAVENPORT and PREISER (1918) and G. HOEKSTRA (1921) have gathered many cases from the literature. The pedigrees establish the hereditary tendency of the illness, showing the hereditary factor to be dominant (DAVENPORT).

The significance of the trauma recedes to the background with the aetiology, malignancy appears especially, according to HOEKSTRA, in later generations.

I give here five cases, not intended as strong marked examples of heredity, but because I traced the heredity of these families as completely as possible.

The cases may be understood from the pedigrees (Fig. 1—5). The description is in a form as e.g. of PEARL's publication of 1927.

Among the members of the family of our first female patient, in so far as they have been introduced into the pedigree, no cases of neurofibromatosis occur. Among the brothers and sisters we see abnormal pigmentations and skin tumors. They occur also in the father and in a brother and among the children of two brothers and a sister of the father. In the mother of the patient and her brothers and sisters no abnormal pigmentations occur (with the exception of the sister of the mother and her daughter, p. 353). Among the brothers and sisters of the father exists a rather strong use of alcohol. The intelligence is on the whole moderate. In the family we find some cases of twins. In the family by mother's side psychosis and nervousness occur, besides there is a strong use of alcohol, especially in the parents of the mother. The grand-mother by mother's side was deaf. Also in the family of the mother there is but a moderate intelligence. Children attending the school for mentally defective children are not mentioned.

Tuberculosis does not occur or appears only very little in this family on both sides.

So we have in our first patient a case where a nervous disease appears in a family where various defects occur.

Case 3 is the only case where the illness also appears in another parent (the father).

We find in the families of our five patients skin pigmentations and skin tumours, tuberculosis, nervousness, feeble-mindedness, alcohol-abusis, gemelli, kyphosis.

In the families of these five at random cases of the illness of VON RECKLINGHAUSEN the illness appears much more rarely than we know from the collection of the cases of the literature (DAVENPORT and PREISER 1918, HOEKSTRA 1921).

SIEMENS who inquired 22 cases in Munich, also made this experience (1926c).

My 5 cases differ much in their clinical aspects.

The fact that in the case with elephantastic weak tumours (case 2, cf. SIEMENS 1926, A. WESTPHAL 1928) a brother showed many naevi pigmentosi in the face, supports the diagnosis.

Two of five cases are married women (case 1 and 5). The first patient had 4 children, the 5. had no children. SIEMENS (1926) and FISCHER (1926) find a low fertility with the patients of VON RECKLINGHAUSEN disease.

It is possible that the appearance of the illness is the result of the cooperation of some influences.

RÜDIN, for instance, finds in his large material of patients suffering from dementia praecox, in the families where in the ascending line alcoholism occurs, a larger number of patients suffering from dementia praecox than in the families without alcoholisme.

Some defects in man have a simple line of heredity. The presence of one gen establishes there the occurrence of the defect (vide e.g. the case found in this investigation of ichthyosis generalis, p. 352). It is possible that the many pedigrees which are known of neurofibromatosis (p. 347) point also to this simple form of heredity. Besides, for cases as mentioned here, we must think it possible, that an illness, as phenomenon, arises from the cooperation of various factors of heredity and of definite external circumstances.

LITERATUUR.

1918. CH. DAVENPORT and S. PREISER. Multiple Neurofibromatosis (VON RECKLINGHAUSEN's Disease) and its Inheritance etc. Eugenics Record Office. Bull. N. 19.
1928. J. J. ELLER. The incomplete form of VON RECKLINGHAUSEN's disease. Arch. of Dermatology and Syphilology, May 1928. Ref. Eugenical News. Vol. 13, p. 116, Aug. 1928.
1928. A. H. ESTABROOK. A Family with Birthmarks (Nevus Spilus) for Five Generations. Eug. Rec. Off. Eugenical News. Vol. 13, p. 90.
1926. G. A. FISCHER. Studien über Vererbung von Hautkrankheiten. X. Die Nachkommenschaft der Recklinghausenkranken. S. 611. Arch. f. Derm. u. Syph. Bd 152.
- 1928a. G. P. FRETZ. Een geval van centrale neurofibromatose (ziekte van VON RECKLINGHAUSEN). N. T. v. Gen. 1928 I, p. 930.
- 1928b. G. P. FRETZ. Centrale neurofibromatose. Voordr. Klinisch Genootschap. Mei 1928.
1921. G. HOEKSTRA. Ueber die Häufigkeit von Heredität u. Malignität bei der VON RECKLINGHAUSEN'sche Krankheit. Virchow's Arch. 1922. S. 91. Ook Diss. inaug. Berlin.
1927. R. PEARL. The Constitutional Factor in Breakdown of the Respiratory System. Ann. of Eng. Vol II, P. 1 and 2, p. 1.
1927. E. SCHUMANN et E. TERRIS. Les formes evolutives de la maladie de RECKLINGHAUSEN. Rev. neurol. 34. ann. T. I, p. 181.
- 1926a. H. W. SIEMENS. Klinisch-dermatologische Studien über die Recklinghausen'sche Krankheit. Arch. f. Derm. u. Syph. Bd 150, S. 80 (ook Bd 151, Vortrag).
- 1926b. H. W. SIEMENS. Zum Studium der Abortivformen der Recklinghausensche Krankheit. Dermat. Z. Bd 46, S. 168.
- 1926c. H. W. SIEMENS. Aetiol.-dermatol. Studien üb. die Recklinghausen'sche Krankheit. Virchow's Arch. 260, S. 234.
- 1926d. H. SIEMENS. Ueber Pigmentflecke bei Recklinghausen-Kranken und bei Normalen. Arch. f. Derm. u. Syph. Bd 151, S. 382. Ook: Z. Klinik u. Aetiol. d. Naevi. id. S. 377.
1928. A. WESTPHAL. Myoklonus Epilepsie und Recklinghausen'sche Krankheit. Demonstration. Arch. f. Psychiatr. 85, 273.

BOEKBESPREKING

BATESON, WILLIAM. 1928. — Scientific papers. Edited by R. C. PUNNETT. Cambridge University Press. 2 vol. With textfigs. a. plates. 42 sh. p. deel.

De uitgave van BATESON's verspreide geschriften in boekvorm komt, gezien de verschijning van dergelijke samenvattingen van andere leidende figuren der erfelijkheidswetenschap, als DE VRIES en CORRENS, niet onverwacht. De wijze waarop PUNNETT zijn taak heeft opgevat valt zeer toe te juichen. Afgezien van enkele anatomische bijdragen tot de kennis van *Balanoglossus*, voorts van enkele voor ruimeren kring bedoelde toespraken, welke reeds eerder verschenen, afgezien verder van de uitvoerige „Reports to the Evolution Committee of the Royal Society”, waarvan slechts de samenvattingen zijn opgenomen, bevatten de beide deelen vrijwel alle tijdschrift-artikelen welke BATESON gedurende zijn werkzaam leven tot de ontwikkeling der wetenschap heeft bijgedragen. Bovendien echter de inleiding tot „Materials for the study of variation”, en een gedeelte van „Mendel's Principles of Heredity — a Defence”, dat in 1902 verscheen.

BATESON was zoöloog, doch buitendien en vooral speurder naar de oplossing van het evolutie-vraagstuk. In den tijd na DARWIN, toen velen dit probleem als principieel opgelost beschouwden, onderkende BATESON's kritische geest de feilen en leemten. Het groote probleem is den aard der variabiliteit te bepalen. Zijn de variaties continu of discontinu? Welke variaties kunnen beteekenis hebben voor de evolutie? In 1894 verscheen zijn boek „Materials for the study of variation”, dat de kern vormt van zijn vóór-Mendelsche periode. Het bevat een aansporing de studie dezer verschijnselen weer op te vatten, ten einde de oplossing van het evolutie-vraagstuk opnieuw te benaderen. Echter wenscht hij zich te bepalen tot het verzamelen van waarnemingen: „Inquiry into the causes of variation is as yet, in my judgment, premature”. Dat echter bastaardeering als één der oorzaken beschouwd moet worden is hem natuurlijk bekend geweest, gelijk mag blijken uit een reeks brieven in *Nature* (1895—'97), waarin hij de meening van DYER en ROLFE, dat de gekweekte *Cineraria's*

uit *Cineraria cruenta* zouden zijn ontstaan door accumulatie van minimale afwijkingen, bestrijdt. Hier blijkt opnieuw zijn kritisch vermogen, en, niet minder, hoe wèl hij zijn uitspraken wist te fundeeren.

Dat BATESON ook bereid was aan kruising een scheppende waarde toe te kennen blijkt wel uit zijn bespreking van LOTSY's „Evolution by means of hybridisation”: „New forms can only come by crossing. That is the thesis of this book. „*Crossing, therefore, is the cause of the origin of new types; heredity perpetuates them; selection is the cause, not of their origin, as was formerly supposed, but oft heir extinction*”. This is a bold pronouncement, and it contains much of truth”.

Hoe scherp BATESON de Lamarckistische opvatting bestreed, reeds in zijn „Materials”, later in *Nature* en in zijn boek „Problems of heredity” mag bekend worden verondersteld. Ook tegenover de door DE VRIES als mutaties verklaarde variaties van *Oenothera Lamarckiana* stond hij sceptisch. Reeds in 1902 meent hij: „We cannot avoid expressing a doubt whether the wonderful series of „mutations” which DE VRIES has lately recorded as arising from *Oenothera Lamarckiana* do not fall under suspicion that they may owe their origin to some unsuspected original cross”.

Dat BATESON de herontdekking van de wetten van MENDEL, welke de beteekenis der variaties in een nieuw licht stelden en een wijd uitzicht openden op het evolutie-probleem, naar waarde wist te schatten is vanzelfsprekend. Hij is gedurende 25 jaar de centrale figuur geweest van het Mendelisme in Engeland en heeft niet weinig tot de verdere ontwikkeling daarvan bijgedragen. Allereerst door elementair onderzoek, dat noodig was om de algemeene geldigheid der regels te onderzoeken. Hiervan is het onderzoek van *Lathyrus odoratus* het meest uitvoerige. De hierbij gevonden factoren-koppeling leidde tot de bekende hypothese der reduplicatie, welke echter door hem zelf werd prijsgegeven toen de theorie van MORGAN een algemeener verklaring bood. Talrijk zijn echter ook de verhandelingen over speciale onderwerpen, zooals de erfelijkheid van het geslacht, chimaeren, vegetatieve splitsing, bontbladigheid en talloze andere. In 't bijzonder moge nog de presence-absence-hypothese genoemd worden, welke hij het eerst in 1907 uitsprak en tot het einde bleef handhaven.

Het moet voor elken geneticus een vreugde zijn deze verhandelingen, die zoowel historische als actuele waarde hebben, te bezitten.

H. N. KOOIMAN

INVESTIGATIONS INTO THE FERTILIZATION OF THE "JAFFA-ORANGE" I

by

J. D. OPPENHEIM and O. H. FRANKEL

(Received Nov. 29th, 1928)

The Jaffa orange, which is grown in Palestine, develops very few seeds, — the number seldom exceeding three. In the other countries, where this variety has been grown, a larger number of seeds has been observed in the fruit (HUME, 6; COIT, 1). In Palestine also fruits are sometimes observed containing more than three seeds, the number in extreme cases even reaching thirteen. But these abnormal numbers are very seldom observed in fruits of the true Jaffa type.

A preliminary investigation showed that the number of ovules was even higher than thirteen, and as the variety produces a sufficient quantity of pollen for the complete fertilization of all the ovules, an investigation into the causes leading to the production of so small a number of seeds was commenced.

METHODS

Aceto-carmin was used to determine the right stage for fixation. Methylene-green-acetic acid and the method of HEITZ (5) gave unsatisfactory results. Buds of the length of 3 to 4 m.m. showed reduction divisions from 10 a.m. to 1 p.m.

For fixing, CARNOY's fluid was used. As precipitated crystals were found, most probably of hesperidin (MOLISCH, 10), mainly in the ovaries, and as these proved inconvenient during the observation, strong FLEMMING was used later with much better results.

HAIDENHAIN's iron-alum-haematoxylin and FLEMMING's safranin-gentian-violet-orange G have been used for staining. The former gave good results in the prophase, but in the metaphase differentiation

became difficult, and the anaphase and telophase were always "clouded". FLEMMING's stain, which gave better results in these stages, was used for counting the chromosome numbers.

Buds as well as ovaries were cut at 12–15 μ . Measurements of the nuclei in pollen mother-cells gave the following results, each figure representing the average of twenty nuclei:

	$r = \text{radius}$	r^3
Resting stage	9	729
Synapsis	8.5	614
Diakinesis	10.5	1157

These figures seem to indicate characteristic changes of the volume during the prophase of the heterotype division. Possibly the changes which the chromatin threads undergo during the prophase are associated with the expansion of the nucleus after synapsis. The same phenomenon has been noticed after fixation in CARNOY's fluid as well as in FLEMMING's.

CHROMOSOME NUMBERS AND POLLEN DEVELOPMENT

Recent investigators have observed the following chromosome numbers in the *Citrus* group (GAISER, 4).

<i>C. medica</i>	9	LONGLEY 1925 (8)
<i>C. sinensis</i> Osbeck	9	FROST '25 (2); LONGLEY (8)
<i>C. sinensis</i> Osbeck	18	FROST '25 (3)
<i>C. limonia</i> Osbeck	ca. 18	do
<i>C. limonia</i> St. Michael	9	FROST '25 (2)
<i>C. maxima</i> (Burm.) Murril	9	do
<i>C. nobilis</i> var. "Unshiu" Swingle	9	LONGLEY '25 (8)
<i>C. nobilis</i> var. <i>deliciosa</i> Swingle	9	do
<i>C. limonum</i> Risso	9	do
<i>C. aurantifolia</i> Swingle	9	do
<i>C. grandis</i> Osbeck	9	do
<i>C. mitis</i> Blanco	9	do
<i>C. nobilis</i> var. <i>deliciosa</i> \times <i>C. grandis</i>	9	do

In the pollen mother-cells of *C. sinensis* var. *Shamouti* (Jaffa orange) we also found the haploid number 9 (Fig. 1 and 2). (In spelling the name Shamouti the system, elaborated by the International Congress of Orientalists at Geneva in 1894, has been followed).

Although STRASBURGER (12) found 8 chromosomes in *C. medica* L.,

C. aurantium L., *C. bizzaria* and *C. sinensis* Osbeck, and OSAWA (11) "about 8" in *C. nobilis* var. "Unshiu", we think that the basic

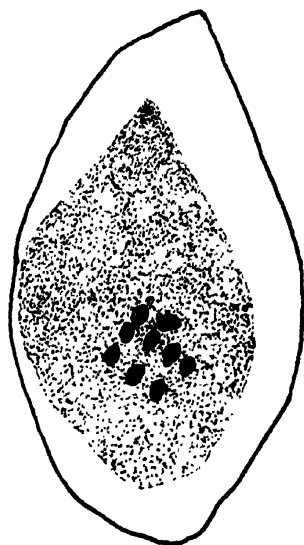


Fig. 1. Heterotypic division, meta phase. 1600 \times .

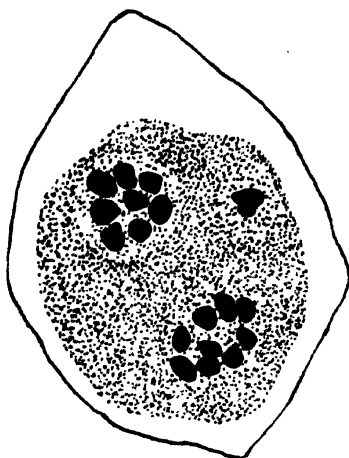


Fig. 2. Heterotypic division, anaphase. With one laggard chromosome. 1600 \times .

number is certainly 9. As regards *C. medica* there is little doubt that the number found by LONGLEY is correct. The same can be said about *C. nobilis* var. "Unshiu" and *C. sinensis* Osbeck.

In the anaphase of the heterotypic division of the pollen mother-cells a few cells with one laggard chromosome were found (Fig. 2), but in general the two divisions, the formation of tetrads and the rounding up of pollen grains, proved to be quite normal, showing no sign of disturbance as a possible cause for pollen sterility.

After the flowers opened we examined fresh pollen in acetocarmine. Only 40 per cent of the pollen grains contained protoplasm, while 60 per cent were empty. The destruction of the pollen therefore must have taken place between the rounding of the pollen grains and their full maturity.

For pollen germination tests the "hanging-drop-method" with a 2 per cent sugar solution gave the best results. In 62 experiments, germinations of from 0 to 6 per cent were observed, both extremes being fairly infrequent. The presence of the stigma did not influence

the percentage of germination. In comparison with this low germination in Shamouti, it might be noted that a local variety showed a germination of 65 per cent in 8 per cent sugar solution. In this

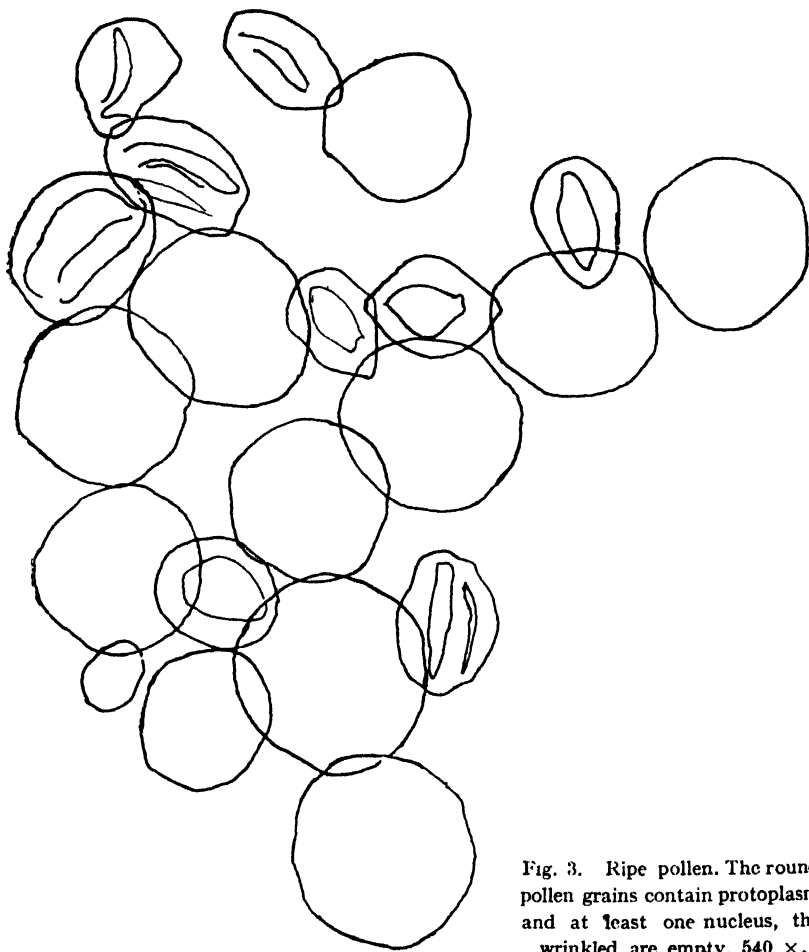


Fig. 3. Ripe pollen. The round pollen grains contain protoplasm and at least one nucleus, the wrinkled are empty. 540 \times .

variety of from 9 to 25 seeds per fruit are usually set. But artificial pollen germination tests are somewhat unreliable: "Die Prozentzahlen aus Keimversuchen geben vorläufig noch keinen praktisch brauchbaren Maszstab für den Wert einer Sorte als Pollenspender". (KAMLAH, 7).

OVULE DEVELOPMENT

For a preliminary investigation young ovaries were stained in a strong solution of iodine and potassium iodide after LUYTEN and VERSLUYS (9) and examined in 50 per cent alcohol under a magnification of 20 and 40. The number of ovules in every section fluctuates from 5 to 9. The anatropous ovules form at first an acute angle with the axis of the fruit. Later on this angle becomes smaller, so that they come to be situated toward the base of the fruit. An accurate counting of the number of ovules per fruit on a larger scale is not practicable by the above method. Ripe fruits were used for this purpose in which seeds and aborted ovules were counted under water after cutting away the emergences.

Number of ovules per section.

Average of 15 fruits per tree with standard error.

Tree No. 17.1 \pm 0.1; Tree No. 27.2 \pm 0.2; $M = 7.15 \pm 0.12$

In 200 fruits we found an average of 10 sections per fruit; which makes the average number of ovules per fruit about 17. With a maximum of 3 seeds, about 96 per cent or more of the ovules are destroyed.

Cytological investigations of ovules shortly before maturity of the embryosacs showed that some of them were apparently normal, others contained only traces of embryosacs and still others contained embryosacs which were deeply stained by haematoxilin. These last gave up the stain only after prolonged differentiation, but it was impossible to trace their contents. It seems likely that they were degenerating.

In other plants also this strong absorption of haematoxilin by degenerating cells has been noticed. Prof. Dr. J. A. HONING, Wageningen, Holland, has observed the same absorption in *Canna*, as he kindly informed us by letter.

The first author will deal further with this subject in an other paper.

By the almost complete lack of literature in Palestine on this subject we are greatly indebted to Prof. E. B. BABCOCK, Riverside, California, for his kind information on the new literature on *Citrus*.

SUMMARY

1. The haploid number of chromosomes in the Jaffa orange (Shamouti) is 9.

2. About 60 per cent of the pollen grains contain no protoplasm although their development up to the rounding up was normal. Pollen germination in cultures is extremely low (0 to 6 per cent).
3. About 96 per cent or more of the ovules fail to develop.
4. There were observed ovules with apparently normal embryosacs, ovules with traces of embryosacs and ovules with deeply staining embryosacs, which we believe to be degenerating.

Hebrew University and Agric. Exp. Stat. P. Z. E.
Div. of Plantphysiology, Rehovoth (Palestine).

LITERATURE CITED

- (1) COIT, J. P.: Citrus Fruits, New-York 1927, p. 272.
- (2) FROST, H. B.: The Chromosomes of Citrus. Jour. Wash. Acad. Sci. Vol. 15; No. 1. 1925.
- (3) FROST, H. B.: Tetraploidy in Citrus. Proc. Nat'l Acad. Sci. Vol. 11, 535-537.
- (4) GAISER, L. C.: A List of chromosome numbers in Angiosperms. Genetica, Vol. VIII, Afl. 5. 1926.
- (5) HEITZ, E.: Der Nachweis der Chromosomen. Zeitschr. f. Bot. Bnd. 18, p. 525, 1926.
- (6) HUME, H. HAROLD.: The Cultivation of Citrus Fruits. New-York 1926.
- (7) KAMLAH, H.: Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei Kirchen- und Birnensorten. Die Gartenbauwissenschaft, Bnd. I, Heft 1, p. 17, 1928.
- (8) LONGLEY, A. E.: Polycarpy, Polyspory and Polyploidy in Citrus and Citrus Relatives. Jour. Wash. Acad. Sci. Vol. 15, 347-552.
- (9) LUYTEN, IDA and MARTHA C. VERSLUYS: De periodiciteit van de knopontwikkeling der Rhododendron, Azalea en Syringa. Med. v. d. L. H. S., Dl. 22, Verh. 1. Lab. v. Pflanzenphysiologie, No. 6. Wageningen '21.
- (10) MOLISCH, HANS: Mikrochemie der Pflanzen. Jena 1923, p. 183.
- (11) OSAWA, U.: Cytological and Experimental Studies in Citrus. Imp. Univ. Tokyo, Coll. Agr. Jour. Vol. 4, 83-116. 1912.
- (12) STRASBURGER, E.: Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bnd. 44, 482-555. 1907.

UEBER EINEN FALL VERERBBARER LICHTEMPFLIND- LICHKEIT DES CHLOROPHYLLS BEIM ROGGEN (*Secale cereale*)

von

M. J. SIRKS

(Instituut voor plantenveredeling, Wageningen, Holland)

In einer der Zuchtlinien des Roggens wurde im Jahre 1924 eine Pflanze aufgefunden, welche mit vier weissbunten Ähren aufgeblüht hatte. Die weissbunte Zeichnung konnte besonders scharf an den Deckspelzen beobachtet werden (Fig. 1). Die weissen Flecken zeigten sich nur an einzelnen Spelzen, sie streckten sich an den Rändern entlang und waren besonders im oberen Teil der Spelzen vorhanden. Die weniger Chlorophyll enthaltenden Vorspelzen liessen niemals eine deutliche Panaschüre erkennen. An den vegetativen Teilen der Pflanze fanden sich zur Zeit ihrer Entdeckung wohl auch einzelne unregelmässige weisse Flecken, besonders an den Gipfeln der Blätter und an den obersten Teilen der Blattscheiden, aber wegen ihrer Ähnlichkeit mit Sonnenbrennflecken wurden diese weniger beachtet.

Als die Pflanze als solche aus der Linie herausgefunden wurde, war



Fig. 1.

die günstige Zeit zur Isolation schon längst vorüber, sodass sie einer spontanen Bestäubung freigegeben wurde.

Die an den vier Ähren dieser abnormen Pflanze geernteten Samen wurden im Herbst 1924 gesondert ausgelegt; eine Beurteilung der Nachkommenschaften am 1. Juni 1925 ergab, dass alle neben einer starken Mehrzahl reingrüner Individuen auch einige wenige buntähri-ge Pflanzen enthielten; die Zusammenstellung dieser vier von derselben buntährigen Mutterpflanze durch freie Bestäubung erhaltenen Familien war die folgende:

251: 36 Pflanzen grün und 7 bunt.

252: 41 Pflanzen grün und 3 bunt.

253: 28 Pflanzen grün und 2 bunt.

254: 44 Pflanzen grün und 6 bunt.

Es lag also nahe, dass die grünen Nachkommen durch spontane Bastardierung mit grünen Individuen entstanden waren; die wenigen bunten aber entstammten entweder einzelnen Selbstungen oder auch Bastardierungen mit Heterozygoten, welche falls „Bunt“ rezessiv ist, doch immer „bunte“ Pollenkörner bilden.

Zum weiteren Studium der Sachlage wurden im Jahre 1925 eine grössere Zahl paarweiser Isolationen gemacht, weil die sehr starke Selbstinkompatibilität (Selbststerilität) des Roggens der individuellen Isolation jeden Erfolg entnimmt. Die Zahl der Isolationen belief sich auf 90, von welchen 64 genügende Samenmengen hervorbrachten, verteilt auf die nachfolgenden Kombinationen:

Grün \times grün. Isolationen 23, davon gelungen 18. Gesät im Oktober 1925 als 261—2618.

Grün \times bunt. Isolationen 26, davon gelungen 21. Gesät als 2619—2639.

Bunt \times grün. Isolationen 19, davon gelungen 12, während eine sich später als bunt \times bunt zeigte. Gesät als 2640—2651.

Bunt \times bunt. Isolationen 22, davon gelungen 13. Gesät als 2652—2664.

Die Resultate wurden am 31. Mai 1926 beurteilt, als alle Pflanzen ihre Ähren ausgebildet hatten. Die Ergebnisse, welche in der Tabelle I zusammengetragen sind, erschienen ziemlich unregelmässig. Die Kreuzungen grün \times grün ergaben insgesamt 426 grüne gegen 47 bunte Individuen; die Kreuzungen grün \times bunt 541 : 104 bunt; die

Kreuzungen bunt \times grün 296 grün gegen 85 bunt und die Kreuzungen der bunten Eltern untereinander 141 grün : 289 bunt. Das würde ja auf ein verwickeltes Verhalten der Vererbung hinweisen und an eine theoretische Deutung konnte auf Grund dieser Zahlen nicht gedacht werden. In den nächsten Tagen, besonders am 6. Juni wurde aber bei einer ganz oberflächlichen Inspektion der Eindruck bekommen, als wäre die Zahl der buntährigen Individuen doch wesentlich grösser als die am 31. Mai stattgefundene Beurteilung ergeben hatte. Eine erneute Frequenzbestimmung erschien deshalb wünschenswert und diese folgte am 10. Juni.

Aus dieser erneuten Zählung der Ähren kamen nun überraschende Ergebnisse hervor; statt unregelmässiger Zahlenverhältnisse wurden jetzt Frequenzen konstatiert, welche ganz gut einer monofaktoriellen Spaltung entsprachen: grün \times grün ergab jetzt 358 grün : 115 bunt (fast genau 3 : 1); grün \times bunt 319 : 326, bunt \times grün 190 : 191 (beide also scharf 1 : 1) und die von bunt \times bunt abstammenden Pflanzen waren fast alle bunt geworden (425 bunt neben 5 grün).

In der Zeit zwischen 31. Mai und 10. Juni waren also eine grössere Zahl der Pflanzen von grün in bunt umgeändert und weil hier wohl an einen klimatischen Einfluss (Licht oder Frost) gedacht werden sollte, war es ziemlich auf der Hand liegend, dass die starke Insolation am 1. Juni an dieser Umänderung schuld war, besonders weil die Temperatur in dieser Periode nicht unter 6° C. sank.

Neben dieser Buntheit der Ähren wurde auch jetzt wieder eine Bildung weisser Flecken und Streifen in den Blättern bemerkt und bisweilen wurden auch ganze Blätter in weiss verwandelt, besonders an den oberen Teilen der Pflanze, welche aus der dichten Masse hervortraten. Eine vorläufige Beobachtung ergab, dass die Pflanzen mit grünen Ähren niemals, diejenigen mit bunten Ähren aber sehr oft eine weisse Verfärbung der Blätter aufwiesen. In den Blättern aber erschien das weisse Gewebe mehrweniger beschädigt und deshalb wurde noch nicht sofort ein erblicher Zusammenhang der weissbunten Ährenzeichnung und der weissen Blätter vermutet (Figg. 2 und 3).

Es hatte aber allen Anschein als liege hier ein Fall vor einer monofaktoriell vererbbaaren Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls. Um nun dem Prozess näher treten zu können, wurde zu einem weiteren Studium im nächsten Jahre entschlossen und deshalb wurde eine grössere Reihe paarweiser Isolationen der beiden Typen Grün und Bunt

angefertigt; daneben aber wurden Kreuzungen gemacht zwischen buntährigen Pflanzen und Individuen einer nicht verwandten Linie welche niemals bunte Pflanzen hervorgebracht hat.

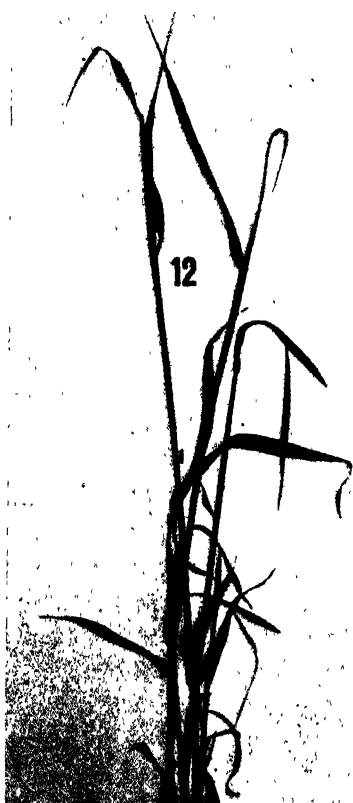
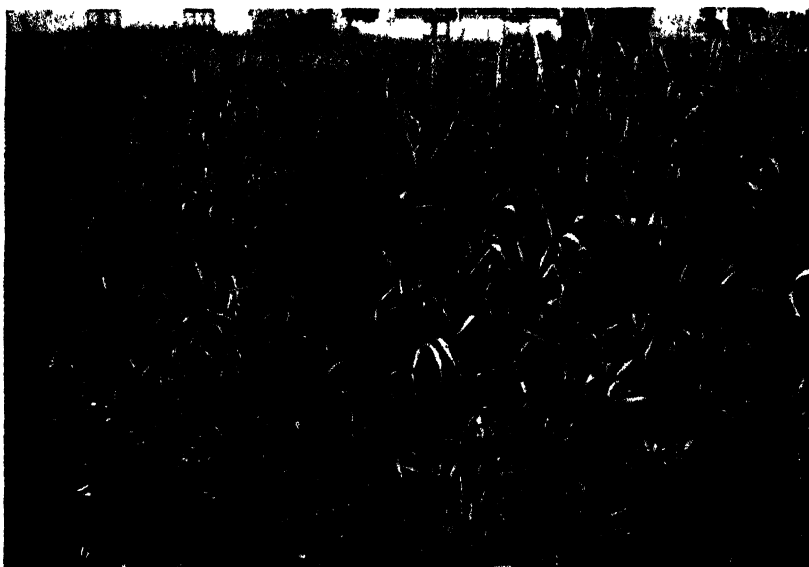


Fig 2

Im allgemeinen haben die Zählungen der Kreuzungen innerhalb der Linie zu ähnlichen Resultaten geführt als die im Jahre 1926, falls nur die Bestimmungen nicht zu früh gemacht wurden: bis zum 25. Mai 1927 waren alle Ähren noch vollständig grün; am 11. Juni konnten aber genaue Beurteilungen stattfinden. In einer Hinsicht aber waren die Ergebnisse anders: unter den Kreuzungen grün \times grün, grün \times bunt und bunt \times grün waren jetzt Familien vorhanden, welche auch am 11. Juni keine Spur einer bunten Zeichnung in den Ähren zeigten. Dieses ist ja selbstverständlich; die grünen Eltern der im Jahre 1926 beurteilten Generationen waren alle heterozygotisch veranlagt, weil sie den bunten spontan aufgefundenen Ähren entstammten; unter den Eltern welche für die 1927-Generationen benutzt waren, fanden sich natürlich auch homozygotisch-dominant grüne Pflanzen vor.

Besondere Aufmerksamkeit wurde der Frage der phaenotypischen Entwicklung der bunten Zeichnung in rezessiven Homozygoten gewidmet. Deshalb wurden vom 1. Mai an die gesamte von 10 Familien gebildete Population, welche aus den Kreuzungen bunt \times bunt hervorgegangen war und also nur rezessiv-bunte Individuen umfassen sollte, tagtäglich auf ihre Blattfarbe, ihre Ährenbildung und Ährenfarbe beurteilt. Die Beobachtung geschah immer abends gegen Sonnenuntergang und sollte also den Einfluss der Sonnenstrahlung

während des Tages aufweisen. Die Ergebnisse für das Jahr 1927 sind in der Tabelle II (linke Hälfte) zusammengetragen; die klimatischen Verhältnisse wurden während des Versuchs nur ungefähr angedeutet, sind aber jetzt durch die vom Herrn Professor Dr. VAN GULIK an



der hiesigen Landwirtschaftlichen Hochschule in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellten meteorologischen Daten angegeben worden. Für sein freundliches Entgegenkommen möchte ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussagen.

In der ersten Reihe der Tabelle finden sich also die Daten; in der zweiten die Tagessummen der Sonnenstrahlung in Calorien pro Quadratcentimeter horizontaler Oberfläche; in der dritten die niedrigsten Temperaturen während der Nacht und in den übrigen die erhaltenen Zahlen nebst prozentweiser Umrechnung. Zu diesen Zählungen soll bemerkt werden dass eine Pflanze als „buntfähig“ vermerkt wurde, sobald eine ihrer Ähren die Buntzeichnung deutlich zeigte; innerhalb drei Tagen waren dann auch die übrigen Ähren derselben Pflanze bunt geworden.

Aus den Resultaten für weissbunte Pflanzen geht hervor, dass schon am ersten Mai, als die Zählungen anfangen, 38 bunte Individuen

oder etwa 10 % aufgefunden wurden; dieser Prozent stieg in den nächsten Tagen langsam an, bis am Abend des 8. Mai am Ende einer besonders hellen Sonnenstrahlung ein Steigen von 31.9 auf 62.4 % beobachtet wurde, am nächsten Tag, welcher auch sehr hell war bis 70.9 %. Seitdem ging das Aufsteigen nur langsam vor und blieb sogar an den trüben Tagen 13—17 Mai aus, um am 18. Mai, welcher wieder sehr hell war sofort bis 95.4 % zu steigen und an den beiden folgenden Tagen noch etwas höher, wodurch das 100 Prozent erreicht wurde.

Am 11. Mai wurde eine neue Erscheinung beobachtet, welche in früheren Jahren nicht stattgefunden hatte oder der Aufmerksamkeit entgangen war. Eine Anzahl der weissbunten Pflanzen hatte einer braunen Verfärbung unterlegen und die braunen Teile der Pflanzen waren vollständig vertrocknet und abgestorben. Diese Erscheinung kam in den folgenden Tagen auch immer zu; besonders starke Erhöhung des Prozentsatzes brauner Pflanzen wurde am Abend des 14. 19 und 20. Mai beobachtet. Von diesen Tagen war 14. Mai sehr dunkel, die beiden anderen aber ziemlich hell, sodass hier keine Parallele zwischen Sonnenstrahlung und brauner Verfärbung konstatiert werden konnte. Andererseits aber waren die Nächte 13/14, 18/19 und 19/20 ziemlich kalt, obwohl die Temperatur nicht unter dem Nullpunkt herabgegangen war. Demgegenüber waren die Temperaturen in den Nächten 10/11 und 12/13 noch niedriger, das Zunehmen brauner Pflanzen aber geringer. Es hatte also allen Anschein, als sei die niedrige Temperatur während der vorangegangenen Nacht wohl von gewisser Bedeutung für das Ansteigen des Prozentsatzes brauner Pflanzen gewesen, aber an sich die niedrige Temperatur doch nicht der einzige Faktor im Spiele. Beschlossen wurde deshalb der Frage näher zu treten im Jahre 1928, in welchem alle Beobachtungen zweimal täglich (morgens früh und am Ende des Tages) gemacht wurden.

Die Totalzahl der braunen Pflanzen erreichte nicht den vollen 100 %; nach dem 27 Mai wurde keine Zunahme mehr beobachtet, aber die nächtliche Temperatur sank seitdem auch niemals unter 4° C.

Für die Ähren waren die Beobachtungen des Auftretens einer weissbunten Verfärbung dem der Blätter analog; starkes Steigen der Prozentsätze am 25. und 30. Mai und am 5. und 9. Juni, an welchen Tagen die Tagessummen der Calorien esp. 600, 455, 480 und 480 waren und die Maxima bildeten in der ganzen Periode zwischen 21. Mai und 10.

Juni. Hier also konnte der Einfluss der Sonnenstrahlung auf das Chlorophyll wiederum sehr gut festgestellt werden.

Im Jahre 1928 wurden dieselben Beobachtungen an rezessiven Familien wiederholt, aber vom 3. Mai bis 4. Juni wurde die Zählung an Pflanzen morgens und abends gemacht, um die Einwirkung der Sonnenstrahlung von derjenigen der niedrigen Temperatur während der Nacht zu trennen. Starkes Ansteigen der Weissbuntheit wurde besonders am 4., 7., 11. Mai beobachtet, an welchen Tagen die Tagessummen 500 Calorien oder höher waren; im Allgemeinen gehen die Kurven der Frequenzen weissbunter Pflanzen und diejenigen der Tagessummen deutlich parallel. Der Einfluss der niedrigen Temperaturen auf die braune Verfärbung zeigte sich jetzt besonders deutlich in den Zählungen am 10., 11. und 12. Mai und noch ein wenig am 2. Juni; morgens an diesen Tagen war immer ein grösserer Prozentsatz brauner Pflanzen gefunden als am Abend des vorangehenden Tages vorhanden war und die Minimumtemperaturen in den vorangehenden Nächten waren -0.1 , -1.6 , 1.9 und 2.8°C . Die Temperatur von 1.9°C . in der Nacht zwischen 8. und 9. Mai war aber fast ohne Einfluss. Die Erklärung wird wahrscheinlich diese sein, dass an den niedrigen Temperaturen, welche eine braune Verfärbung in stärkerem Grade auslösten, eine starke Sonnenstrahlung vorangegangen war, während am 8. Mai die Tagessumme der Calorien nur 320 erreicht hatte. Allem Anschein nach ist also die niedrige Temperatur, welche im Frühling vielfach einem klaren Tage folgt, in Zusammenwirkung mit der vorangehenden intensiven Sonnenstrahlung das auslösende Moment für das Absterben und Verbraunen der früher weissgewordenen Blattteilen. Bedauerlicherweise aber trat im Jahre 1928 die braune Verfärbung nicht stark auf und konnte sie nur an 27 % der Pflanzen beobachtet werden.

Auch in diesem Jahre waren die Ergebnisse der Ährenzählungen mit den Erwartungen in Übereinstimmung; besonders stark war die Zunahme der Pflanzen mit weissbunten Ähren am Abend des 26. Mai, 1., 2. und 3. Juni, an welchen Tagen die Tagessummen auch sehr hoch waren; in der trüben Periode 7—10 Juni wurde keine Zunahme des Prozentsatzes beobachtet.

Die in der Tabelle II gegebenen Daten sind in den Figuren 4 und 5 in graphischer Darstellung wiedergegeben und zeigen in dieser Weise auch sehr deutlich den Zusammenhang der Weissbuntheit mit vor-

angelender starker Sonnenstrahlung und der braunen Verfärbung mit niedriger Nachttemperatur.

Schliesslich tritt das Vererbungsmoment in der Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls sehr klar ans Licht in den Spaltungen, welche die zweite Generationen der Kreuzungen homozygotisch weissbunt \times fremde Linie aufzeigten. Die in 1927 angebaute F_1 war vom Anfang her (26/5) bis zum Ende (13/6) der Beobachtungen in den Ähren rein grün, die F_2 -Familien ergaben am 25/5 eine sehr unregelmässige Spaltung 161 : 7, welche sich aber immermehr dem an Ende der Beobachtungen (13/6) erreichten 3 : 1-Verhältnis näherte (283 : 101).

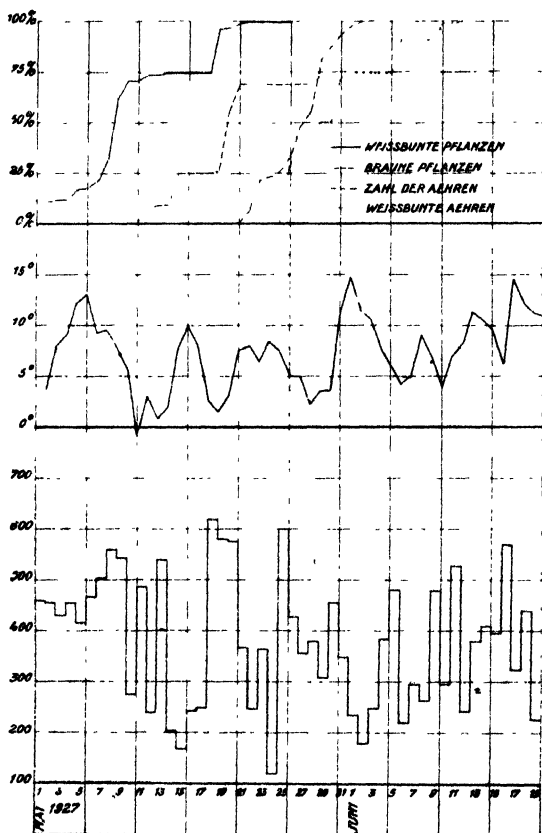


Fig. 4.

Unten: Kurve der Tagessummen der Calorien.

Mitte: Kurven der niedrigsten Temperaturen in der Nacht.

Oben: Kurven der Ergebnisse.

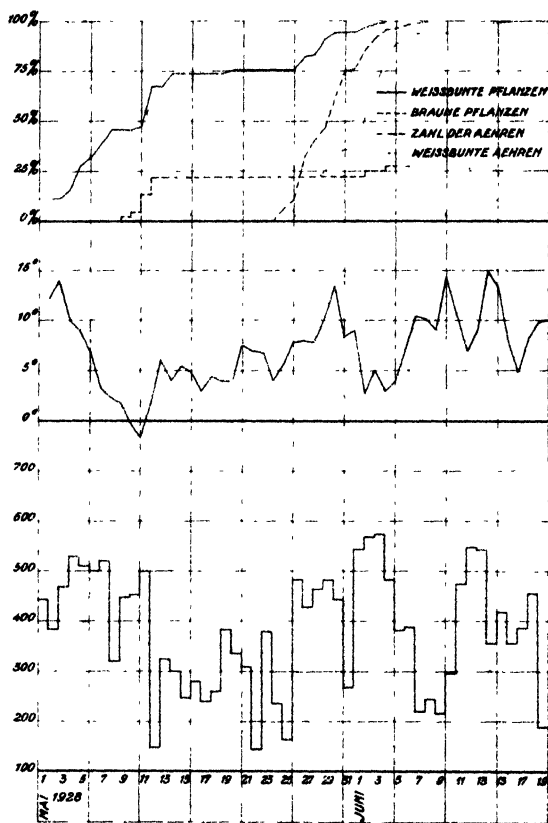


Fig. 5.

Unten: Kurve der Tagessummen der Calorien.

Mitte: Kurven der niedrigsten Temperaturen in der Nacht.

Oben: Kurven der Ergebnisse.

Die Daten sind in der dritten Tabelle zusammengekommen und zeigen sehr deutlich das monohybride Verhalten des Faktors für Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls.

Ein derartiger Fall der Vernichtung des Chlorophylls und des nachherigen Absterbens bestimmter Gewebeteile, hervorgerufen von starker Insolation und eventuell nachfolgenden niedrigen Temperaturen und von einem einzigen rezessiven Faktor verursacht, ist m.W. in der genetischen Literatur noch nicht erwähnt worden. Wohl sind mir aus verschiedenen Zuchten in Linien der Ackerbohne erbliche

Unterschiede bekannt, welche auf verschiedene Empfindlichkeit für Temperatur-einflüsse bei der Entstehung des Chlorophylls in der jungen Keimpflanze hinweisen, etwa wie diese auch von COLLINS (1927) für Gerste erwähnt wurden.

ZITIERTE LITERATUR.

- COLLINS, J. L., 1927. A low temperature type of albinism in barley. (Journ. of Heredity. XVIII. 1927. p. 331-334).

TABELLE I. Verhalten der Kreuzungsfamilien in 1926.

Grün × Grün					Grün × Bunt					Bunt × Grün					Bunt × Bunt				
Familie	31/5		10/6		Familie	31/5		10/6		Familie	31/5		10/6		Familie	31/5		10/6	
	G	B	G	B		G	B	G	B		G	B	G	B		G	B	G	B
261	19	0	15	4	2619	17	9	14	12	2640	26	4	16	14	2652	13	17	1	29
262	26	1	19	8	2620	26	3	13	16	2641	19	7	11	15	2653	12	25	—	37
263	31	0	24	7	2621	27	0	13	14	2642	29	8	17	20	2654	20	19	—	39
264	23	5	21	7	2622	32	3	17	18	2643	23	10	19	14	2655	15	18	1	32
265	18	2	14	6	2623	19	8	12	15	2644	19	6	14	11	2656	11	25	—	36
266	17	4	16	5	2624	22	7	16	13	2645	27	10	20	17	2657	13	22	—	35
267	27	0	20	7	2625	23	8	14	17	2646	21	7	13	15	2658	11	28	—	39
268	30	3	24	9	2626	27	6	15	18	2647	30	3	15	18	2659	9	26	—	35
269	23	4	21	6	2627	29	2	16	15	2648	19	11	17	13	2660	3	29	1	31
2610	17	5	17	5	2628	27	5	19	13	2649	28	6	15	19	2661	2	15	—	17
2611	33	0	26	7	2629	32	1	18	15	2650	23	4	14	13	2662	14	23	2	35
2612	29	3	23	9	2630	34	0	15	19	2651	32	9	19	22	2663	10	19	—	29
2613	18	2	16	4	2631	21	9	15	15						2664	8	23	—	31
2614	23	6	21	8	2632	27	4	14	17										
2615	29	5	25	9	2633	19	3	8	14										
2616	26	3	22	7	2634	28	6	19	15										
2617	21	1	21	4	2635	26	2	15	13										
2618	13	3	13	3	2636	29	6	18	17										
					2637	31	3	17	17										
					2638	29	8	17	20										
					2639	16	11	14	13										
Total	426	47	358	115	Total	541	104	319	326	Total	296	85	190	191	Total	141	289	5	425

TABELLE III. Kreuzung des weissbunten Typus mit einer fremden Linie, in welcher niemals buntährige Pflanzen aufgefunden wurden. Beurteilung nach der Ährenfarbe.

	n	G B		G B		G B		G B		G B		G B		G B		G B	
		26/5		28/5		31/5		3/6		6/6		8/6		10/6		13/6	
1927. F ₁ . Bunt × Normal	493	118	—	237	—	391	—	447	—	493	—	493	—	493	—	493	—
1927. F ₁ . Normal × Bunt	312	121	—	170	—	234	—	293	—	298	—	311	—	312	—	312	—
1928. F ₂ -Familie		25/5		28/5		31/5		2/6		6/6		9/6		11/6		13/6	
	37	12	1	17	1	21	6	27	7	29	8	28	9	28	9	26	9
	49	15	2	23	3	30	7	39	9	38	11	38	11	37	12	37	12
	21	12	0	14	0	15	2	18	3	17	4	17	4	17	4	17	4
	13	8	0	9	1	10	2	9	1	9	4	8	5	8	5	8	5
	26	11	1	12	2	14	3	20	6	20	6	20	6	18	8	18	8
	29	14	0	16	1	19	5	21	5	22	7	21	8	21	8	21	8
	34	13	0	18	2	26	3	28	4	27	7	25	9	24	10	24	10
	23	10	1	11	1	14	4	19	4	17	6	17	6	17	6	17	6
	22	9	0	10	0	13	1	15	2	19	3	18	4	18	4	18	4
	38	13	1	14	1	29	6	31	7	30	8	29	9	29	9	28	10
	51	19	1	23	3	32	8	39	11	39	12	38	13	38	13	36	15
	17	11	0	12	1	16	1	15	2	14	3	14	3	14	3	14	3
	24	14	0	15	0	20	2	20	3	19	5	17	7	17	7	17	7
Totaal . . .		161	7	194	16	259	50	301	67	300	84	290	94	286	98	283	101
	384	168		210		309		368		384		384		384		384	
		23	1	12	1	5.2	1	4.5	1	3.5	1	3	1	3	1	3	1

TABELLE II. Das phenotypische Auftreten der weissbunten Zeichnung in rezessiven Homozygoten.

T.S. = Tagessummen der Sonnenstrahlung in Calorien pro Quadratzentimeter horizontaler Oberfläche.

M.T. = Minimumtemperatur in ° C. in der Nacht.

1927

1928

		T.S.	M.T.	Pflanzen. n = 351				Aehren				T.S.	M.T.	Pflanzen. n = 284				Aehren			
				Bunt	% Bunt	Braun	% Braun	Zahl	% Aehren	Bunt	% Bunt			Bunt	% Bunt	Braun	% Braun	Zahl	% Aehren	Bunt	% Bunt
Mai	1	460		38	10.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	445		29	10.2	5	1.7	0	0.0	0	0.0
	2	455	3.8	42	11.9							385	12.1	31	10.9						
	3	427	8.0	43	12.2							470	14.0	43	15.1	5	1.7				
	4	455	9.0	61	17.3							530	10.0	81	28.5						
	5	415	12.2	62	17.5							510	9.0	81	28.5						
	6	470	13.0	73	20.8							500	6.9	92	32.4						
	7	505	9.2	112	31.9							320	3.5	107	37.7						
	8	560	9.5	219	62.4							320	2.5	131	46.1						
	9	542	7.8	249	70.9							450	1.9	131	46.1	5	1.7				
	10	275	5.7	249	70.9	0	0.0					455	-0.1	132	46.4	7	2.4				
	11	490	-0.8	258	73.2	27	7.7					500	-1.6	137	48.2	14	4.8				
	12	240	3.0	258	73.2	31	8.8					150	1.9	191	67.3	39	13.7				
	13	540	0.9	263	74.9	33	9.4					325	6.0	191	67.3	62	21.8				
	14	205	2.0	263	74.9	88	25.0					300	4.0	209	73.6						
	15	170	7.8	263	74.9	88	25.0					250	5.5	209	73.6						
	16	245	10.0	263	74.9	88	25.0					280	4.9	209	73.6						
	17	250	8.0	263	74.9	88	25.0					240	3.0	209	73.6	62	21.8				
	18	620	2.7	335	95.4	91	25.9					260	4.5	209	73.6						
	19	580	1.5	339	96.5	198	56.4					385	4.0	215	75.7						
	20	575	2.0	349	99.4	239	68.1	0	0.0			335	4.0	215	75.7						
	21	370	7.6	350	99.7	239	68.1	23	6.5			310	7.6	215	75.7						
	22	250	8.0	350	99.7	239	68.1	75	21.4			145	7.0	215	75.7						
	23	365	6.5	350	99.7	239	68.1	82	23.4			380	6.8	215	75.7			0	0.0		
	24	120	8.5	351	100.0	239	68.1	89	25.3	0	0.0	215	4.0	215	75.7			17	6.0		
	25	600	7.8			239	68.1	117	33.3	109	31.0	165	3.6	215	75.7			31	10.9	0	0.0
	26	430	5.0			239	68.1	168	47.8	152	43.3	485	7.8	234	82.4			92	32.4	51	17.9
	27	355	2.2			258	73.2	195	55.5	155	44.1	430	8.0	236	83.1			116	40.8	57	20.1
	28	380	3.7					283	80.6	176	50.1	465	7.8	259	91.2			134	47.2	69	24.3
	29	310	3.8					307	87.4	176	50.1	485	10.2	267	94.0			178	62.7	89	31.3
	30	455	11.2					329	93.7	257	72.9	445	13.3	268	94.3			213	75.0	103	36.2
	31	350	14.8					342	97.4	261	74.3	270	8.5	268	94.3			217	76.4	103	36.2
Jun	1	235	11.4					351	100.0	261	74.3	545	9.0	276	97.2	62	21.8	243	85.5	148	52.1
	2	180	10.5							261	74.3	570	2.8	283	99.7	71	25.0	262	92.3	192	67.6
	3	250	7.8							261	74.3	575	5.0	284	100.0	71	25.0	271	95.4	237	83.4
	4	385	6.0							261	74.3	485	3.0			77	27.2	273	96.1	251	88.3
	5	480	4.2							318	90.6	385	4.0			77	27.2	279	98.2	253	89.0
	6	210	5.0							318	90.6	390	7.2					281	98.9	268	94.4
	7	295	9.0							318	90.6	220	10.3					284	100.0	268	94.4
	8	265	6.8							318	90.6	245	10.1							268	94.4
	9	480	4.0							346	98.6	215	9.2							268	94.4
	10	295	6.9							346	98.6	295	14.3							268	94.4
	11	530	8.2							351	100.0	475	10.5							276	97.2
	12	245	11.3									550	7.0							282	99.3
	13	380	10.7									545	9.0							283	99.6
	14	410	9.5									355	14.8							283	99.6
	15	395		351	100.0	258	73.2	351	100.0	351	100.0	420	13.5	284	100.0	77	27.2	284	100.0	284	100.0

OSMOTISCHE ANALYSE EINES LINSEN-WICKEN-
BASTARDES UND DESSEN ELTERN
(VERSUCH EINER ERKLÄRUNG DER PATROKLINIE)

von

A. BUCHINGER

C. FRUWIRTH hat im Jahre 1920 eine Wicke mit linsenförmigen Samen beschrieben. Da die Angaben über gelungene Bastarde zwischen Linse und Wicke immer wieder in der Literatur auftraten — ich erwähne bloß die Mitteilungen von v. DEGEN, v. DREGER, FOCKE, GÄRTNER, GRABNER, GYARFAS, LEGANY, ROST, SCHREYVOGEL und WIEGMANN — andererseits es aber weder C. FRUWIRTH noch E. TSCHERMAK bisher gelungen ist, auf künstlichem Wege durch Bastardierung eine Linsen-Wicke zu bekommen hat FRUWIRTH, um diese Schwierigkeit zu umgehen, ein Jahr später folgende Versuchsanordnung getroffen, deren Ergebnisse im Jahre 1923 in der „Genetica“ niedergelegt sind. Er verwendete zwei Formen von *Lens esculenta* Mönch und zwei Formen von *Vicia sativa* L., so zwar, dass die Reihen der Hellerlinse neben jenen der Wicke 8 cr und die Reihen der schwarzsamigen Linse neben jener der Wicke 83 f zu liegen kamen. Die einzelnen Formen entsprachen reinen Linien. In den Nachkommenschaften der Hellerlinse fanden sich nun abweichende Pflanzen vom *Vicia* Typ mit linsenartigen Samenkörnern. Dieser vermutliche durch spontane Bastardierung entstandene Bastard bewahrte in den nächsten Generationen seinen in der ersten Generation gezeigten einheitlichen Charakter. FRUWIRTH schliesst nun aus der Art der Versuchsanstellung sowie gewissen morphologischen und anderen Eigenschaften, dass wir es hier mit einem Artbastard zu tun haben, bei welchem die Hellerlinse die Mutter und aller Wahrscheinlichkeit nach die Wicke 83 f den Vater abgegeben hat. Bis auf Farbe und Form des Samens, Farbe der Keimlappen, Blütenfarbe und das frühere Blühen, erinnert der

Bastard ganz an Wicken; er hat also die Eigenschaften eines patroklinen Bastardes, wie solche ja auch schon beschrieben wurden von: MILLARDET und SOLMS LAUBACH für den Bastard *Oenothera biennis* × *O. muricata* sowie den reziproken, COLLINS und KEMPTON für den Bastard *Tripsacum dactyloides* L. × *Euchlaena mexicana* Schrad. und schliesslich GOODSPEED und CLAUSEN für den Bastard *Nicotiana sylvestris* × var. von *N. Tabacum*. Im Jahre 1924 hat J. WEESE eine genaue anatomische Untersuchung der Linsen-Wicke und der in Frage kommenden Eltern vorgenommen. Er findet, dass die neue Form im feineren Aufbau der Samenschale und des Embryos mehr den Wicken-samen, in der Farbe der Kotyledonen und der Grösse der Reservestärke, wenn auch nicht so deutlich, so doch mehr den Linsensamen ähneln. Hierbei erwähnt er allerdings bei seinen vergleichend-histologischen Studien die grossen Schwierigkeiten wegen der geringen anatomischen Unterschiede zwischen Linse und Wicke. Die Samen der Linsen-Wicke stimmten ferner mit den Samen der Wicke 83 f gut überein im Bau der Nabelspalte, der darunter liegenden Tracheideninsel und des dieselbe umgebenden dickwandigen Nabelsternparenchyms. Da es zuerst Prof. LEGANY war, welcher unterstützt durch Prof. v. DEGEN an der Bastardnatur der Linsen-Wicke festhielt, nannten FRUWIRTH und WEESE den neuen Artbastard „*Vicia Leganyi*“. Es lag nun nahe, etwa auf karyologischem Wege die Frage nach der Bastardnatur der Linsen-Wicke zu lösen. SAKAMURA gibt für *Lens esculenta* 7/14 (1920) und für *Vicia sativa* 6/12 (1916) Chromosomen und H. BLEIER für den Bastard Linse × Wicke 6/12 (1928) Chromosomen an. Letzterer sagt: „Die Linsen-Wicken-Bastarde besitzen Chromosomen in gleicher Zahl und Grösse wie die Wicke . . . Die Bastarde sind nach ihren Chromosomen nicht von Wicken zu unterscheiden“. Er findet also keine Unterschiede zwischen den Chromosomen der Wicke und jenen des Bastardes und betont, dass sich die Frage, ob es sich wirklich im Bastarde handelt, auf Grund der karyologischen Untersuchung weder bejahen, noch verneinen lässt, dass also die cytologische Methode in diesem Falle keinen Aufschluss zu geben vermag.

Nun blieben daher noch folgende Fragen zur Beantwortung übrig und zwar:

1.) Haben wir es tatsächlich mit einem Bastard zwischen Linse als Mutter und Wicke als Vater zu tun und wenn ja, kommt dann tat-

sächlich wie FRUWIRTH vermutet die Wicke 83 f und nicht die Wicke 8 cr als Vater in Betracht?

2.) Wenn diese Fragen bejaht werden, wie könnten wir uns dann die Patroklinie des Bastardes vorstellen und wie könnten wir uns im speziellen Fall das „Verschwinden“ der Linsenchromosomen im Bastard erklären?

3.) Welche Erklärung finden wir für den höheren Ertrag der Linsen-Wicke gegenüber dem der Linse und wie könnten wir uns die Tatsache vorstellen, dass der Bastard auf schweren Böden besser gedeiht als die Mutter?

Die Saugkraftmessungen scheinen uns darüber wenigstens einigermaßen Aufklärung zu geben. So hat mir Herr Prof. C. FRUWIRTH Samen der Linsen-Wicke und deren vermutlichen Eltern zwecks osmotischer Prüfung übergeben, wofür ich ihm an dieser Stelle herzlichst danke. Vorerst möchte ich noch folgendes betonen. Wir kommen immer mehr zur Erkenntnis, dass die zu Unrecht sehr stiefmütterlich behandelte Saugkraft der Pflanze eine weit grössere Rolle im Leben der Pflanze spielt, als es bisher den Anschein hatte; ist sie ja eine der wesentlichsten Eigenschaften des lebenden Organismus überhaupt. Der Physiker unter den Botanikern, PFEFFER, hat durch seine genialen Entdeckungen im Jahre 1877 über die Osmose mit der nach ihm benannten „osmotischen Zelle“ den Grundstein hierzu gelegt, als er die Methode ausarbeitete, den osmotischen Wert der einzelnen Zelle, des pflanzlichen Bausteins, zu messen. Darauf bauend haben nun URSPRUNG und BLUM den zweiten entscheidenden Schritt getan, indem sie uns einen Weg wiesen, nicht die einzelne Zelle sondern einen Zellkomplex bzw. einen Pflanzenteil der osmotischen Untersuchung zuzuführen. So wertvoll und unentbehrlich uns auch heute noch diese Methoden sind, so reichen sie doch noch nicht aus, zu einer weitergehenden Erklärung gewisser Eigenschaften zu dienen. Dieser letzten Aufgabe gerecht zu werden hat sich die Wiener Schule unter Leitung von Prof. E. ZEDERBAUER erfolgversprechend bemüht und so kommen wir zur dritten grundlegenden Etappe, zur Messung der Saugkraft der ganzen Pflanze vermittle der Bestimmung der Saugkraft des Embryos im Samenkorn. Wenngleich es an der Methode noch so manches zu verbessern gilt, so scheint das Prinzip bereits endgültig festgelegt. Die nachstehenden Untersuchungen habe ich demnach mit der von mir in „Fortschritte der Landwirtschaft“ 1927, S. 344 beschriebenen

Methode ausgeführt. Seither sind in Wien und anderenorts Abänderungen nicht prinzipieller Natur vorgenommen worden. Wenn K. MEYER im „Journal für Landwirtschaft“ 1928 sagt: „Wir halten diese Vereinigung in einem Gefäss für entscheidend“ so wollen wir diesen Satz so lesen, dass es wohl einfacher sein kann, den Versuch mit grösseren Apparaten auszuführen und nicht daraus entnehmen, dass die Grösse des Apparates das „Entscheidende“ an der „Methode“ bedeutet. Bezüglich der von A. SCHEIBE angegebenen Art der Untersuchung auf Gelatine in Glaskolben bin ich mit MEYER derselben Meinung, dass dieselbe für die praktischen Versuche zu umständlich ist, wenngleich auch sie eine Bereicherung auf dem Gebiete der Saugkraftmessungen darstellt. Ich habe nun die in Frage kommenden Pflanzenformen zwischen Glasstäben nach der vorhin zitierten Methode geprüft und bin hierbei zu folgenden Ergebnissen gekommen, die in Tabelle I niedergelegt sind.

TABELLE I. Saugkraftmaxima der in Frage kommenden Pflanzenformen, ausgedrückt in Atmosphären.

Wicke 8 cr	von C. Fruwirth	. . . ca.	27.3
Schwarze Linse	„	. . . „	23.4
Wicke 83 f	„	. . . „	21.5
Hellerlinse	„	. . . „	15.9
Bastard Linse × Wicke	„	. . . „	21.5

Aus diesen Ergebnissen wollen wir die vorhin gestellten Fragen zu beantworten versuchen.

ad 1.) FRUWIRTH sieht auf Grund seiner Untersuchungen die besprochene Linsen-Wicke als einen konstanten Artbastard an zwischen Linse als Mutter und Wicke als Vater. Die Ergebnisse WEESE's geben hierfür einige Anhaltspunkte. Auf mendelistischem Wege lässt sich hier keine Erklärung finden. E. TSCHERMAK glaubt laut einer mir mündlich gemachten Mitteilung, dass die mitunter beim Bastard (Linsen-Wicke) vorkommende Sterilität in den Hülsen, die bei Wicken sonst nie zu finden ist, einen weiteren Anhaltspunkt für die Annahme einer tatsächlichen spontanen Bastardierung zwischen Linse und Wicke bildet. Auch R. WETTSTEIN hat neben anderen Forschern auf diese Bedeutung hingewiesen; er fasst *Sempervivum Funckii* zufolge seiner relativ grossen Sterilität als einen Bastard auf, nachdem er bei keiner Art der Gattung *Sempervivum* eine so weitgehende Herabset-

zung der Fertilität des Pollens finden konnte. H. BLEIER kommt bei seinen cytologischen Untersuchungen zu keinem positiven Resultat bezüglich einer Erklärung dieser Erscheinung. Die Ergebnisse der serologischen Untersuchungen durch A. ZADE stehen noch aus. Was nun die osmotische Prüfung betrifft, so zeigen die Saugkraftwerte des Bastardes dieselbe Grösse wie die der einen als Vater in Betracht kommenden Wicke, daher auch hinsichtlich der Saugkraft die Erscheinung der Patroklie. Die Linsen-Wicke ist also nach den bisherigen Befunden in seinen morphologischen, anatomischen, cytologischen und osmotischen Eigenschaften dem Vater (Wicke) gleich. Für seine Bastardnatur spricht vor allem rein äusserlich noch am deutlichsten die von E. TSCHERMAK gemachte Beobachtung der sonst bei Wicken fehlenden, hier aber teilweise vorkommenden Sterilität in der Hülse. Wir werden aber weiter sehen, dass wir durch die Saugkraftmessungen imstande sind, eine Erklärung für die Patroklie und somit für die tatsächliche Bastardnatur der Linsen-Wicke zu versuchen. Der Vergleich der Saugkraftwerte lässt mit ziemlicher Sicherheit vermuten, dass die Wicke 83 f und nicht die Wicke 8 cr als Vater der Linsen-Wicke in Frage kommt. Ist doch das Saugkraftmaximum des Bastardes fast identisch mit dem der Wicke 83 f nämlich 21.5 Atm. und überwiegt die Saugkraft der Wicke 8 cr mit 27.3 Atm. jene der Wicke 83 f bzw. des Bastardes um nicht weniger als 5.8 Atm. Wir würden vorläufig wenigstens keine Erklärung dafür finden, dass bei einem Fehlen einer Chromosomenvermehrung und einer Gigasform im Aussehen, im Ertrag und in der Saugkraft wie ich dies speziell für die Saugkraft des fertilen Aegilops-Weizenbastardes von E. TSCHERMAK nachweisen konnte, eine erhöhte Saugkraft nötig wäre. Wenn wir weiters bedenken, dass die Werte der verschiedenen Eigenschaften zufolge der Variationsbreite eine noch erheblichere Vergrösserung erfahren können, wird uns der vorhin ausgesprochene Gedankengang noch verständlicher erscheinen. Es ist auch nicht gut vorstellbar, dass in einer Eigenschaft, in diesem Falle also der Saugkraft ein wesentlich anderes Verhalten zutage treten sollte als in den anderen, miteinander jedoch korrespondierenden Faktoren. Die Beantwortung der ersten Frage lautet also: vom osmotischen Standpunkt ist die Linsen-Wicke als Bastard anzusehen und zwar mit der Hellerlinse als Mutter und der Wicke 83 f als Vater.

ad 2.) So kommen wir denn zu der Frage, wie wir uns die Patro-

klinie erklären könnten und damit zusammenhängend zu der Frage nach den Ursachen des „Verschwindens“ der Chromosomen des einen Elters speziell in unserem Falle der Linsenchromosomen im Bastard. Wir wissen bereits heute, dass wir sowohl dem Zellkern als auch dem Zellprotoplasma einen bestimmenden Einfluss auf die Vererbungsrichtung zugestehen müssen. Während die Chromosomen als die Träger mendelnder Eigenschaften gelten, nehmen wir mit zahlreichen Forschern an, dass im Plasma der Sitz nicht mendelnder Eigenschaften gesucht werden muss. Ganz abgesehen davon, inwieweit wir an der Richtigkeit dieser oder jener Theorien glauben oder zweifeln nehmen wir an, dass zwischen Kern und Plasma eine innige Wechselbeziehung besteht. Hierbei wird dem Zellsaft bzw. der Zellsaftkonzentration eine nicht unbedeutende Rolle zuteil. Damit wiederum zusammenhängend steht die Frage einer Uebertragung väterlichen Protoplasmas (Cytoplasmas) bei den Befruchtungsvorgängen und somit eines gegenseitigen Einflusses der zusammentretenden Plasmen. Bei einigen Pflanzen ist nachgewiesen worden, dass bei der Befruchtung Cytoplasma durch die männlichen Sexualzellen in die Eizelle gelangt, wie z.B. bei *Pelargonium*. Bei dieser Pflanze neigt E. BAUR zu der Annahme, dass mit dem generativen männlichen Kern auch Plasma in die Eizelle übertritt. Es handelt sich hier nämlich um die „Varietates albomarginatae hort“ von *Pelargonium zonale*. Ob der Kernplasmarelation hierbei eine Bedeutung zukommt, soll nicht erörtert werden. In diesem Zusammenhang ist es auch interessant, wenn wir erfahren, dass ein Sexualakt bestimmt stattgefunden hat, dass aber trotzdem die Bastarde rein mütterlichen Charakter hatten. Dies war z.B. der Fall bei Seeigelbastarden. Zahlreiche Forscher wie BALTZER, DONCASTER, GODLEWSKI, DE MORGAN u.a. haben nachgewiesen, dass der Spermakern frühzeitig eliminiert wird. Oft gelingen reziproke Kreuzungen nicht, weil der Spermakern eliminiert wird. Die Tatsache, dass sehr oft die Spezies derselben Gattung sich nicht kreuzen lassen, während dies häufig bei Spezies verschiedener Gattungen („Gattungsbastarde“) der Fall ist, lässt wie sich JOHANNSEN ausdrückt, auf eine grössere physiologische Uebereinstimmung schliessen; hierzu ist auch die Saugkraft zu rechnen, so dass wir von einem ähnlichen Verhalten bezüglich der Saugkraft sprechen können und wollen damit sagen, dass die Saugkraft ein wichtiges Glied in den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma ist. Diese Wechselbeziehungen könnten so aufgefasst

werden, dass eine normale Befruchtung nur dann stattfinden kann, wenn in der Saugkraft der zusammentretenden Plasmen (Karyo-, Cytoplasma) ein bestimmtes Konzentrationsgefälle vorhanden ist. Wenn nun in unserem Falle, der „saugkraftstarke“ Vater mit der „saugkraftschwachen“ Mutter bei der Befruchtung zusammentrifft, so zwar, dass d'esser jene vollständig überwiegt, wäre es wohl nahe-liegend daran zu denken, dass die Chromosomen der „saugkraftschwachen“ Mutter also die „saugkraftschwachen“ Chromosomen im nunmehrigen „saugkraftstarken“ Plasma nicht lebensfähig sind und dadurch eliminiert werden, so dass allein die Chromosomen des Vaters in Erscheinung treten und wirksam werden. Tatsächlich hat auch unser Bastard nur die Chromosomenanzahl des Vaters nämlich $6/12$ und nicht auch die der Mutter d.s. $7/14$. Dass dazwischen alle möglichen Uebergänge denkbar sind versteht sich wohl von selbst und dass schliesslich auch einmal der umgekehrte Fall einer rein mütterlichen Vererbung sich auf ebendenselben Wege erklären liesse braucht wohl nicht sonderlich betont zu werden. Die Beantwortung der zweiten Frage lautet also: die Erscheinung der Patroklinie liesse sich so erklären, dass von männlicher Seite auch Cytoplasma bei der Befruchtung übertritt, dass das „saugkraftstarke“ Vaterplasma (Cyto- und Karyoplasma) das „saugkraftschwache“ Mutterplasma unterdrückt und als Folge dessen die „saugkraftschwachen“ mütterlichen Chromosomen eliminiert werden, während die „saugkraftstarken“ väterlichen Chromosomen allein übrig bleiben, wodurch der Einfluss des Vaters sich noch mehr verstärkt. Hiermit wird uns also erklärlich was FRUWIRTH in dem Satze ausspricht: „Auffallend bei diesem Artbastard ist das Fehlen einer Vererbung der Eigenschaften der Linse die als Mutter tätig war, die fast vollständig Gleichheit der einheitlichen F_1 mit Wicke die als Vater wirkte und das vollständige — oder bei zwei Nachkommenschaften fast vollständige — Fehlen einer Spaltung in F_2 . Die Pflanzen entsprechen einem konstanten Artbastard“. Es würde zu weit führen auf alle auf dem Gebiete der Plasmavererbung bezughabenden Arbeiten zurückzukommen. So hat auch C. CORRENS schon frühzeitig auf die Bedeutung des Plasmas für die Vererbung hingewiesen. Die Arbeiten F. v. WETTSTEINS scheinen mir daselbst nicht unwesentlich und möchte ich speziell den einen seiner neuen Gesichtspunkte erwähnen, nämlich den, dass das Plasma in der Lage sei, durch Gene getragene Eigenschaften in ihrer Wirkung

vollkommen, oder fast vollkommen zu behindern und auszulöschen. NAWASCHIN erhielt bei Bastardierung von *Crepis* Arten fruchtbare F_1 Pflanzen, die ganz dem Vater glichen. Es waren — die Chromosomen der Arten sind verschieden geformt — nur männliche Chromosomen übergegangen, von der Mutter nur Cytoplasma enthalten. Bei dieser Gelegenheit muss noch auf jene Arbeiten hingewiesen werden, welche auf osmotischem Wege das Problem der Plasmavererbung behandelten. Ich habe aus dem der Mutter ähnlichen Verhalten der Saugkraft bei Rassenkreuzungen, speziell bei reziproken Gerstenkreuzungen den Satz ausgesprochen, dass die physiologischen (osmotischen) Eigenschaften wahrscheinlich nach der Mutter vererbt werden. Dieser Befund wurde später durch die Untersuchungen E. TASCHDJIAN's für Tabak mit derselben osmotischen Methode bestätigt. Für dieselbe Pflanze schreibt auch PREISSECKER: „Weil jedoch die in Imoski gemachten Erfahrungen lehrten, dass die mazedonische Komponente als weiblicher Elternteil der ersten Bastardpotenz wider alle Theorie den Charakter der ganzen Bastardreihe stärker zu beeinflussen imstande ist, beschloss man „In neuester Zeit hat T. POPOVICI-LUPA für *Vitis vinifera* an mehreren Kreuzungen in F_1 ebenfalls mütterliche Vererbung der Saugkraft gefunden. Schliesslich erwähne ich noch in meiner Arbeit über die *Aegilops*-Weizenbastarde, „dass bei der Bastardbildung das Cytoplasma und zwar das beider Eltern hervorragend beteiligt gewesen sein muss“. Aus all diesen Arbeiten folgt also, dass wir dem Plasma einen entscheidenden Einfluss bei der Vererbung gewisser Eigenschaften einräumen müssen.

ad 3.) Der letzte Abschnitt dieser Arbeit soll sich nun auf ein anderes jedoch nicht minder wichtiges Gebiet erstrecken. Nach FRUWIRTH hat die Linsen-Wicke einen höheren Ertrag als die Linse. Unsere Untersuchungen lehren, dass Pflanzen mit höherer Saugkraft ertragreicher sind; noch genauer ausgedrückt habe ich mich in meiner Arbeit über die „Osmotische Analyse der fruchtbaren *Aegilops*-Weizenbastarde und deren Eltern“, wo ich schreibe: „Vorliegende Versuchsergebnisse lassen daher vermuten, dass die beiden fertilen Bastarde deshalb imstande sind in fast gleicher Vegetationsdauer mehr als die Eltern zu produzieren, weil sie eine höhere Saugkraft als diese besitzen, in der Zeiteinheit daher mehr Wasser und mit diesem mehr Nährstoffe aufnehmen können als die mit geringerem Saugvermögen

ausgestatteten Ausgangspflanzen''¹⁾ also hinsichtlich des Ertrages finden wir eine Bestätigung früherer Untersuchungen. Diesbezüglich verweise ich auf die Arbeiten OPPENHEIMER's für Gemüse, TASCHDJIAN's für Baumwolle und Tabak, FOSCHUM's für Hafer, HUEBER's für Roggen und Weizen. Uebrigens baut das von der Wiener Schule (Prof. E. ZEDERBAUER) nach der Saugkraft ausgearbeitete Selektionsverfahren auf dem weiter oben deutlich zitierten Princip auf. FRUWIRTH betont nun weiter, dass die Linsen-Wicke für schwere Böden besser geeignet und höhere Erträge gebe als die Linse. Auch in diesem Punkt finden wir eine Bestätigung der Arbeiten von: F. PAMMER (für Gräser), FOSCHUM (für Hafer) und HUEBER (für Roggen und Weizen), welche gezeigt haben, dass Pflanzen die vorzugsweise auf schweren Böden gedeihen, eine höhere Saugkraft besitzen als die auf leichten Böden wachsenden.

ZUSAMMENFASSUNG!

1.) Die osmotische Analyse hat eine weitere Bestätigung für die Bastardnatur der Linsen-Wicke von Fruwirth gebracht und weiters die Ansicht Fruwirth's bekräftigt, dass die Wicke 83 f und nicht die Wicke 8 cr als Vater zu betrachten ist. Der Bastard hat ca. dasselbe Saugkraftmaximum wie die Wicke 83 f.

2.) Die Patroklinie kann erklärt werden durch die zu grosse Saugkraftdifferenz zwischen mütterlichen Chromosomen und Vater- bzw. Bastardplasma. Die mütterlichen Chromosomen sind offenbar infolge ihrer geringen Saugkraft in dem Bastardplasma mit hoher Saugkraft nicht lebensfähig.

3.) Die höhere Saugkraft der Linsen-Wicke gibt ferner eine Erklärung für den im Vergleich zur Linse höheren Ertrag des Bastardes sowie dafür, dass dieser auf schweren Böden besser gedeiht als die Linse. Mehrere diesbezügliche Arbeiten finden eine neuerliche Bestätigung.

LITERATUR!

BAUR E., Das Wesen und die Erbliehkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale*. Zeitschrift f. Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. I. Band, 1909.

1) Auch die kleinsamige „Schwarze Linse“ welche nach FRUWIRTH einen höheren Kornertrag und geringeren Strohertrag gibt als die gross-samige „Hellerlinse“ hat eine höhere Saugkraft als letztere.

- BAUR, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1919.
- BĚLAR, K., Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. 1928.
- BLEIER, H., Karyologische Untersuchungen an Linsen-Wicken-Bastarden. *Genetica* S. 111, 1928.
- BUCHINGER, A., Saugkraftmessungen („Osmotisches Verhalten“) verschiedener Gerstensorten. *Fortsch. d. Landw.* S. 344, 1927.
- BUCHINGER, A., Der Keimapparat mit Glasstäben („Glasrost“). *Intern. Landw. Institut.* 5. Intern. Kongress f. Samenkontrolle. Nr. 7, 1928.
- BUCHINGER, A., Osmotische Analyse der fruchtbaren Aegilops-Weizenbastarde und deren Eltern. *Fortsch. d. Landw.* S. 637, 1928.
- BUCHINGER, A., Selektion nach der Saugkraft. *Fortsch. d. Landw.* S. 1065, 1928.
- COLLINS, G. N. and KEMPTON I. H. Patrogenesis. *The Journal of Heredity.* Vol. VII., 1916.
- DEGEN, A. v., Köztelek. 1921.
- DREGER v., Brief vom 21.8.1920.
- EIBL, A., Osmotische und Saugkraftmessungen an Kulturpflanzen. *Fortsch. d. Landw.* S. 269, 1926.
- FOCKE, W. O., Die Pflanzen-Mischlinge. S. 515, 1881.
- FOSCHUM, O., Ueber die Saugkraft verschiedener Hafer- und Mais-sorten. *Fortsch. d. Landw.* S. 1014, 1928.
- FRUWIRTH, C., Wicke mit linsenförmigen Samen. *Zeitsch. f. Pflanzen-züchtung.* S. 356, 1920.
- FRUWIRTH, C., Eine auffallende Linsen-Wickenbastardierung. *Genetica* S. 481, 1923.
- GÄRTNER, C. F. v., Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 1849.
- GOODSPEED, T. H. and CLAUSEN, R. E., The nature of the F_1 Hybrids between *Nicotiana sylvestris* and varieties of *Nicotiana Tabacum* with special reference to the conception of reaction system contrasts in heredity. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, vol. 5, 1917.
- HUEBER, F., Untersuchungen über die Saugkraft verschiedener Roggen und Weizensorten. *Fortsch. d. Landw.* S. 97, 1929.
- JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 1926.
- LEGANY, Brief vom 2.4.1920.
- MEYER, K., Ein Beitrag zur Methodik der Saugkraftmessungen im Keimlingsstadium. *Journ. f. Landw. H.* 1, 1928.
- MILLARDET, A., Note sur l'hybridisation sans croisement ou fausse hybridisation. *Mem. soc. scient. phys. et nat. Bordeaux* 1894.

- NAWASCHIN, M., Ueber die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. Zeitschr. f. wiss. Biol. B. 6, S. 195. 1927b.
- OPPENHEIMER, H., Osmotische und Saugkraftmessungen an unseren Kulturpflanzen. III. Gemüse und Handelsgewächse. Fortsch. d. Landw. S. 215, 1927.
- PAMMER, F., Osmotische und Saugkraftmessungen. VII. Gräser und Leguminosen. Fortsch. d. Landw. S. 441, 1928.
- PFEFFER, W., Osmotische Untersuchungen. 1877.
- POPOVICI-LUPA, T., Saugkraftuntersuchungen an Weinreben. Erscheint demnächst in Fortsch. d. Landw.
- RENNER, O., Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitsch. f. Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 18, 1917.
- RENNER, O., Artbastarde bei Pflanzen. 1929.
- ROST, Anbau der Hülsenfrüchte und des Buchweizens. S. 53, 1876.
- SAKAMURA, T., Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univers. Tokyo, Vol. 39, 1920.
- SCHEIBE, A., Ueber das sorteneigentümliche Verhalten der Kulturpflanzen im Keimlingsstadium, dargestellt am Sommerweizen. (Ein Beitrag zum Entwicklungsrythmus unserer Getreidesorten). Fortsch. d. Landw. S. 677, 1927.
- SCHREYVOGEL, Brief vom 25.8.1920.
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, Ueber unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Ztg. 65, 1907.
- TASCHDJIAN, E., Saugkraftmessungen an Baumwollsorten. Fortsch. d. Landw. S. 159, 1928.
- TASCHDJIAN, E., Saugkraftmessungen an Tabaksorten. Fortsch. d. Landw. S. 353, 1928.
- TISCHLER, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. 1922.
- TSCHERMAK, E., Die Stammeltern unserer Getreidearten. Fortsch. d. Landw. S. 577, 1928.
- URSPRUNG, A. und BLUM G., Zur Methode der Saugkraftmessungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 34. S. 525, 1916.
- WEESE, J., Zur Kenntnis der Anatomie der Samen eines Linsen-Wickerbastards. Mitteilungen aus dem botanischen Laboratorium der Technischen Hochschule in Wien. S. 5, 1924.

- WETTSTEIN, F. v., Ueber plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. Aus den Nachrichten d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Mathem.-Physik. Klasse, 1926.
- WETTSTEIN, R. v., Ueber sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiener-Festschrift. Wien, 1908.
- WIEGMANN, F. A., Ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. S. 14, 1828.
- ZEDERBAUER, E., Beziehungen der Saugkraftmessungen zur Pflanzenzüchtung. Vortrag gehalten am 8. Intern. Gartenbaukongress Wien September 1927.
- ZEDERBAUER, E., Die Wasserversorgung unserer Kulturpflanzen. Wiener landw. Ztg. Nr. 11 und 12, 1928.
- ZEDERBAUER, E., Zur Prioritätsfrage der Saugkraftbestimmungen an landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Fortsch. d. Landw. S. 1089, 1928.

UEBER DIE BEGRIFFE KOMPARIUM, KOMMISKUUM UND
KONVIVIUM UND UEBER DIE ENTSTEHUNGSWEISE
DER KONVIVIEN

von

B. H. DANSER
(Buitenzorg, Java)

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	400
§ 1. Der Begriff Komparium oder Bastardierungsgenossen- schaft	400
§ 2. Der Begriff Kommiskuum oder Vermischungsgenossen- schaft	401
§ 3. Der Begriff Konvivium	403
§ 4. Ueber die Entstehungsweise von Konviven innerhalb eines Kommiskuum ohne Mutationen	405
§ 5. Ueber den Einfluss von Bastardierung mit andern Kom- miskuen auf die potentielle Polymorphie eines Kommis- kuum und die Konvivenbildung	420
§ 6. Ueber den Einfluss von Mutationen auf die Konviven- bildung	421
§ 7. Einige aus den vorhergehenden Betrachtungen zu ziehende, für die Abstammungslehre wichtige Schlussfolgerungen .	425
§ 8. Ueber das Trugbild, welches Kommiskuen von Selbstbe- fruchtern und Lebewesen mit langsamer oder vegetativer Fortpflanzung darbieten können	428
§ 9. Ueber einige Ideen HAGEDOORN's aus seinem Buche „The relative value of the processes causing evolution“ und über die Formulierung der Frage nach der „Entstehung der Arten“	430
§ 10. Ueber die Bedeutung der Unterscheidung von Komparien,	

Kommiskuen und Konviven für die Pflanzen- und Tiergeographie und über einige Ideen TURESSON's	433
§ 11. Einige Bemerkungen über KLEINSCHMIDT's Formenkreislehre	440
Zusammenfassung	448

EINLEITUNG

In einer früheren Mitteilung (1929) definierte und besprach ich kurz das Komparium, das Kommiskuum und einige andere Begriffe. Hier will ich diese Definitionen und Besprechungen kurz wiederholen, den Begriff Konvivium einführen und erörtern, in welcher Weise Konviven entstehen können und welche Bedeutung diese Betrachtungen für die Systematik und die Pflanzen- und Tiergeographie haben. Als einen Beitrag zur Kenntnis der „Entstehung der Arten“ habe ich diese Mitteilung nicht gemeint; nur will ich durch Einführung ein paar neuer Begriffe die Frage, wie Arten entstehen, in richtiger Weise zu stellen versuchen.

§ 1. *Der Begriff Komparium oder Bastardierungsgenossenschaft*

Unter einem Komparium (lateinisch: *comparium*) verstehe ich eine Vereinigung von Individuen, welche durch Bastardierungsmöglichkeit mit einander verbunden sind.

Zwei Individuen sind durch Bastardierungsmöglichkeit mit einander verbunden, wenn sie mit einander bastardierbar sind, gleichviel ob die Bastarde mehr oder weniger lebensfähig und zu weiterer Fortpflanzung imstande sind oder nicht.

Wenn nun Individuum A durch Bastardierungsmöglichkeit mit Individuum B verbunden ist, B mit C, C mit D, D mit E, u.s.w., so bilden A, B, C, D, E, u.s.w. ein einziges Komparium, auch wenn A nicht mit C, B nicht mit D, C nicht mit E, u.s.w., durch Bastardierungsmöglichkeit verbunden sind.

Man darf also nicht sagen, zwei Individuen, welche nicht bastardierbar sind, gehören nicht zu demselben Komparium, weil sie in diesem Falle dennoch beide mit einem dritten Individuum bastardierbar und also indirekt durch Bastardierungsmöglichkeit verbunden sein können.

Die Menschheit scheint ein einziges Komparium zu bilden (jedoch, wie wir nachher sehen werden, auch ein einziges Kommiskuum). Die

Gattung *Equus* scheint gleichfalls ein einziges Komparium zu bilden; alle Equiden scheinen mehr oder weniger leicht mit einander bastardierbar, oder doch wenigstens durch Bastardierungsmöglichkeit mit einander verbunden zu sein. Die von BAUR so eingehend studierte Sektion *Antirrhinastrum* der Gattung *Antirrhinum* (BAUR 1924) bildet anscheinend ein einziges Komparium; gleichfalls die von mir studierte Sektion *Lapathum* der Gattung *Rumex* (DANSER 1924); auch die auf Java vorkommenden *Stachytarpheta*-Arten (DANSER 1929) gehören zu einem Komparium.

Die Komparien fallen bald wohl, bald nicht mit in der Systematik unterschiedenen Gruppen zusammen. Die Unterscheidung der Komparien hat denn auch weniger Bedeutung für die Systematik als für phylogenetische Betrachtungen, wie zum Teil schon aus den hier folgenden Paragraphen ersichtlich sein dürfte.

§ 2. Der Begriff Kommiskuum oder Vermischungsgenossenschaft

Unter einem Kommiskuum (lateinisch: *commiscuum*) verstehe ich eine Vereinigung von Individuen, welche durch Vermischungsmöglichkeit mit einander verbunden sind.

Zwei Individuen sind durch Vermischungsmöglichkeit mit einander verbunden, wenn sie mit einander bastardierbar sind und die aus der Bastardierung stammenden Individuen lebensfähig sind und entweder durch Kreuzung untereinander oder durch Selbstbefruchtung sich fortpflanzen können, sodass in weiteren Generationen nach den Gesetzen von Segregation und Neukombination eine Nachkommenschaft von Individuen entsteht, welche die Eigenschaften der zwei Stammindividuen in verschiedener Weise in sich vereinigen und eine Reihe Zwischenformen zwischen diesen Individuen bilden, gleichviel ob hierbei auch sogenannte Extravaganten (HERIBERT NILSSON) auftreten, d.h. Individuen, welche in der einen oder anderen Weise nicht zwischen den zwei Stammindividuen intermediär sind.

Wenn nun Individuum A durch Vermischungsmöglichkeit mit Individuum B verbunden ist, B mit C, C mit D, D mit E, u.s.w., so bilden A, B, C, D, E, u.s.w. ein einziges Kommiskuum, auch wenn A nicht mit C, B nicht mit D, C nicht mit E, u.s.w., durch Vermischungsmöglichkeit verbunden sind.

Man darf also nicht sagen, zwei Individuen, welche nicht direkt durch Vermischungsmöglichkeit verbunden sind, gehören zu ver-

schiedenen Kommiskuen, weil sie dennoch beide mit einem dritten Individuum, also indirekt, durch Vermischungsmöglichkeit verbunden sein dürften.

Die Menschheit bildet nicht nur ein einziges Komparium, sie umfasst auch nur ein einziges Kommiskuum, wenn wir allerdings von den Individuen, welche sich überhaupt nicht fortpflanzen können, absehen, weil ja derartige Individuen nie zu einem Komparium oder Kommiskuum gehören können. Dasselbe ist zu sagen von der altmodischen Art *Equus caballus*, welche alle Pferde umfasste, in neuerer Zeit jedoch, wegen der Veränderung des Artbegriffes unter den Zoologen, in mehrere Arten zerlegt worden ist. Auch gilt es für alle Esel, alle Zebras. Daneben bilden alle Equiden, wie schon bemerkt, zusammen ein einziges Komparium. Von den *Antirrhinum*-Arten der Sektion *Antirrhinastrum* bildet *A. siculum* ein Kommiskuum für sich, die anderen Arten zusammen jedoch auch nur ein einziges Kommiskuum.

Die Kommiskuen fallen oft mit den Grosspezies der Systematiker, besonders der Botaniker, zusammen. Der Ausdruck Kommiskuum macht in theoretischen Auseinandersetzungen den Gebrauch des vieldeutigen und meist sehr ungenügend definierten Ausdrucks Art oder Spezies unnötig. Für phylogenetische Betrachtungen hat das Kommiskuum geringere Bedeutung als das Komparium; hingegen ist die Unterscheidung von Kommiskuen von grösster Bedeutung für die Pflanzen- und Tiergeographie, insbesondere in Verband mit der Unterscheidung von Konviven, wie es sich aus den folgenden Paragraphen zeigen wird.

Wo in dieser Mitteilung das Wort Art gebraucht wird, hat es eine rein formelle Bedeutung. Eine Art ist eine Gruppe von Individuen, welche mit einem binären Namen bezeichnet wird. Eine gute Art ist eine solche, welche mit Recht mit einem binären Namen bezeichnet wird. Jeder muss für sich wissen, in welchen Fällen er den Gebrauch eines binären Namens für eine Gruppe richtig erachtet. Für mich persönlich möchte ich eine Art eine gute Art nennen, wenn sie so viel wie möglich einem Kommiskuum gleich gemacht ist. Man hüte sich jedoch zu sagen, Arten und Kommiskuen seien dasselbe. Das darf schon deshalb nicht, weil Lebewesen, welche sich nicht geschlechtlich fortpflanzen können, zu keinem einzigen Kommiskuum, aber doch zu irgend einer Art gehören.

§ 3. *Der Begriff Konvivium.*

Die Beobachtung lehrt uns, dass Kommiskuen, welche polymorph sind, d.h. welche aus Individuen verschiedener genetischer Konstitution zusammengestellt sind, bald ziemlich homogen, bald nicht homogen sind. Wenn ein Kommiskuum homogen ist, d.h., wenn alle in ihm vorkommenden Unterschiede gleichmässig über die Individuen verteilt sind, sodass diese nicht gruppenweise beieinander zu gehören scheinen, kann man zwar aus je einem zweigeschlechtlichen Individuum oder aus je einigen ähnlichen eingeschlechtlichen Individuen eine Population mit einem eigenen genotypischen Charakter kultivieren, oder auch das Kommiskuum nach willkürlich auserwählten Unterschieden künstlich einteilen, man kann jedoch nicht eine natürliche Einteilung des Kommiskuums, d.h. eine, welche den natürlichen Zustand, wie wir ihn antreffen, wiedergibt, ausfindig machen. In nicht homogenen Kommiskuen gehören jedoch die Individuen oft ganz auffallend gruppenweise beisammen, zuweilen so auffallend, dass wir kaum glauben können es nur mit einem einzigen Kommiskuum zu tun zu haben. Zwischen den ganz homogenen Kommiskuen und den in natürliche Teile auseinanderfallenden gibt es keine scharfe Grenze. Dies macht es jedoch nicht unmöglich die bemerkenswerte Erscheinung der natürlicherweise verteilbaren Kommiskuen einer genaueren Betrachtung zu unterziehen.

Die Tatsache, dass polymorphe Kommiskuen oft in ganz natürliche Teile zerlegt werden können, ist schon vielfach bemerkt und erörtert worden. Dass diese Erörterungen nicht zu in jeder Hinsicht befriedigenden Erfolgen geführt haben, ist zum Teil dem Umstand zu verdanken, dass man nicht von Kommiskuen, sondern von den diesen oft so ähnlichen, aber auch oft beträchtlich verschiedenen Grosspezies ausgegangen ist, deren Grenzen intuitiv zwar einigermaßen gefühlt werden, aber nicht deutlich definiert sind und es auch nicht sein können.

Die natürlicherweise beieinander gehörenden Individuengruppen, welche innerhalb eines Kommiskuums zu unterscheiden sind, werden in der biologischen Literatur mit sehr verschiedenen Namen bezeichnet. Verschiedene Forscher betrachten nicht die sich den Kommiskuen nähernden Grosspezies, sondern deren natürliche Unterteile, falls diese unterschieden werden können, als die wahren Arten und nennen also diese kurz Arten. Andere Forscher erkennen sowohl die

Bedeutung der Grosspezies als die ihrer natürlichen Unterteile an und nennen die ersteren Arten, die letzteren Unterarten, oder die ersteren Grosspezies, die letzteren Kleinspezies. Beschreiber von Tieren und Pflanzen äussern sich meistens nicht über diese Frage und beschreiben oft Arten von sehr verschiedenem Umfang nebeneinander, während sie alles, was sie innerhalb der von ihnen unterschiedenen Arten näher andeuten wollen, einfach als Varietäten bezeichnen. Züchter, sowohl wissenschaftliche als nichtwissenschaftliche, nennen erblich verschiedene Formen, welche in wissenschaftlich-systematischer Hinsicht nicht als Grosspezies betrachtet werden können, bald Arten, bald Rassen. Noch andere Ausdrücke sind in Gebrauch für dieselben Begriffe, aber jeder dieser Namen wird in sehr verschiedener Bedeutung verwendet, und die gemeinten Begriffe sind überdies meist sehr ungenügend definiert. Ich will darum alle innerhalb eines Kommiskuum zu unterscheidenden natürlich zusammengehörenden Individuengruppen mit einem neuen Namen bezeichnen und sie Konviven (lat.: *convivia*) nennen. Auf die Definition dieses Begriffes komme ich noch zurück.

Nachdem wir die Existenz von Konviven festgestellt haben, müssen wir zuerst folgende Fragen stellen, erörtern und zu beantworten versuchen:

1. In welcher Weise können Konviven entstehen?
2. In welcher Weise können Konviven, welche doch der Definition nach zu einem Kommiskuum gehören, also mit einander vermischt sind, bestehen bleiben.

Erstere Frage ist viel schwieriger zu beantworten als letztere. Erstere wird in den folgenden Paragraphen den Gegenstand ausführlicher Betrachtungen ausmachen, letztere hingegen ist ohne grosse Schwierigkeit im allgemeinen kurz zu beantworten, und zwar in folgender Weise.

Wenn Teile eines Kommiskuum, welche der Definition nach zu einem Kommiskuum gehören und sich also natürlicherweise mit einander vermischen können, dies tatsächlich nicht tun, so muss es ein Umstand geben, ausserhalb der Natur der fraglichen Lebewesen gelegen, der die Vermischung unmöglich macht. Beispiele solcher Umstände sind nicht schwierig herbeizuführen; im allgemeinen grosse Entfernung der Wohngebiete, bei Pflanzen Bestäubung in der Knospe oder verschiedene Blütezeit, bei Tieren verschiedene Zeit der Paarung

oder sexuelle Abneigung von Individuen beträchtlich verschiedener genetischer Konstitution für einander. Ich beabsichtige nicht alle diese Umstände zu besprechen, weil es für die hier folgenden Betrachtungen unnötig ist. Ich will sie nur unter dem gemeinschaftlichen Namen *isolierende Umstände* zusammenfassen. Jeder kann die Beispiele solcher selbst vermehren. Unter isolierenden Umständen verstehe ich alle Umstände, welche zur Folge haben, dass Individuengruppen, welche innerhalb eines Kommiskuum zu unterscheiden sind, also nach ihrer Natur mit einander vermischbar sind, sich tatsächlich nicht mit einander vermischen.

Unter Konviven verstehe ich mehr oder weniger scharf unterscheidbare, durch grössere Aehnlichkeit zusammengehörige und durch irgend einen Umstand betreffs der Fortpflanzung zusammengehaltene Individuengruppen innerhalb eines Kommiskuum.

Wie schon bemerkt, fallen die Konviven bald mit sogenannten Kleinspezies oder Unterarten, bald mit Rassen oder Varietäten, bald mit Arten der Systematiker zusammen. Dies näher zu erörtern hat hier keinen Zweck. Aus den folgenden Besprechungen wird sich schon einiges betreffs der Beziehung zwischen den Konviven und den natürlichen Gruppen der Systematiker von selbst ergeben.

§ 1. Ueber die Entstehungsweise von Konviven innerhalb eines Kommiskuum ohne Mutationen

Wir haben gesehen, dass für das Bestehenbleiben von Konviven innerhalb eines Kommiskuum irgend ein isolierender Umstand nötig ist. Dies sagt jedoch nichts über die Ursachen der Entstehung der Konviven. Manchmal hört man die Behauptung, Isolation allein genüge um das Entstehen von „Rassen“ zu verursachen. Ich glaube jedoch, dass es keine Auseinandersetzung braucht um zu zeigen, dass Isolation ohne jegliche Aenderung der Umstände niemals irgend einen ändernden Einfluss auf eine Population haben kann. Meint man jedoch, dass der Isolation fast immer eine Differenzierung folgt, so kann ich dieser Meinung beistimmen; die Isolation ist dann aber zwar ein unentbehrlicher Umstand für die Differenzierung, aber nicht deren Ursache.

Es sind gerade die Ursachen der Entstehung der Konviven, welchen ich eine nähere Betrachtung widmen will. Bei dieser Betrachtung will ich mich anfangs auf den Standpunkt stellen, dass keine Muta-

tionen stattfinden, um später die Möglichkeit von Mutationen anzunehmen und nachzugehen, welchen Einfluss dies auf unsere Auffassungen betreffs der Konvivenbildung hat.

Fangen wir damit an uns ein Kommiskuum vorzustellen, das zugleich eine panmiktische Population ist und dessen Individuen homozygot und einander genotypisch vollkommen gleich sind. Die Geschichte eines derartigen Kommiskuum ist sehr einfach. So lange keine Bastardierung mit Individuen eines anderen Kommiskuum stattfindet (es ist ja Bastardierung mit Individuen eines anderen Kommiskuum, wenn nur desselben Kompariums, möglich), werden alle Individuen in Ewigkeit denen, mit welchen wir unsere Betrachtung angefangen haben, genotypisch vollkommen gleich bleiben. Findet Bastardierung mit Individuen eines anderen Kommiskuum statt, so werden die Bastarde nach aller Wahrscheinlichkeit keinen Anteil nehmen an die weitere Fortpflanzung der beiden gekreuzten Kommiskuen. Wir werden in einem der folgenden Paragraphen ersehen, dass eine Ausnahme auf dieser Regel denkbar ist und wir werden dann nachgehen, wie weit der Einfluss dieses Ausnahmefalls reichen kann.

Bleiben wir einstweilen mit unsern Gedanken bei dem Kommiskuum, dass zugleich panmiktische Population ist und aus einander genotypisch vollkommen gleichen homozygoten Individuen besteht und setzen wir voraus, dass das von diesem Kommiskuum bewohnte Gebiet klein ist und zwar so klein, dass die Umstände in den verschiedenen Teilen dieses Gebietes im jedem Augenblick nicht verschiedene sind und die Einflüsse, welche die verschiedenen Individuen zu erleiden haben, also gleich sind. Wird müssen hier sofort von allerhand Komplikationen, welche unsere Betrachtungen zu weit führen würden und keine allgemeine Gültigkeit haben, Abstand nehmen, z.B. von dem Fall, dass es für die Individuen Bedeutung hat, ob sie in der Jugend dem einen, später dem anderen Einfluss ausgesetzt sind oder in der Jugend dem anderen, später dem einen. Solche Unterschiede in den Umständen werden auf allerhand Lebewesen verschieden einwirken und die Einwirkung wird im allgemeinen begreiflich sein, wenn man den hier folgenden Betrachtungen einmal gefolgt hat. Machen nun alle (einander vollkommen gleiche) Individuen dieselben Umstände durch, so wird dies auch keinen Einfluss auf die genotypische Zusammensetzung der Population ausüben. Ein schädlicher Einfluss

wird von allen Individuen als schädlich empfunden werden, ein günstiger von allen als günstig. Ein Einfluss, welcher so schädlich ist, dass er tödlich wirkt, wird alle Individuen in gleichem Mass bedrohen und das Kommiskuum ausrotten. Bringt Altersunterschied einen Widerstandsfähigkeitsunterschied mit sich, so wird zwar ein Teil der Individuen sterben, ein anderer Teil am Leben bleiben, die überlebenden jedoch werden eine der ursprünglichen vollkommen gleiche Population erzeugen und beim Zurückkehr derselben Umständen wird sich dieselbe Geschichte wiederholen.

Stellen wir uns jetzt vor, dasselbe Kommiskuum verbreitet sich über ein grösseres Wohngebiet, sodass die Umstände nicht dieselben bleiben für alle Teile der Population. Die verschiedenen Teile der Population werden nun verschiedenen Umständen ausgesetzt sein. Die Umstände können also in dem einen Teil des Gebietes günstig sein und eine besonders starke Vermehrung der Individuenzahl verursachen, in einem andern Teil ungünstig und die Individuenzahl herabsetzen; wieder in einem andern Teil können sie sogar tödlich werden und das Kommiskuum stellenweise vernichten. Wie dem auch sei, dies alles hat auf die genotypische Zusammenstellung des Kommiskums keinen Einfluss, höchstens auf das Wohlbefinden der einzelnen Individuen, die Anzahl der Individuen in den verschiedenen Teilen des Gebietes, die Geschwindigkeit der Verbreitung, u.s.w.

Dass jedes Individuum so verschiedene Umstände durchmachen kann, ist ausschliesslich der individuellen Anpassungsfähigkeit zu verdanken. Nun ist die Anpassungsfähigkeit für verschiedene Lebewesen im allgemeinen zwar überaus verschieden, in der fraglichen Population ist sie jedoch für alle Individuen gleich gross. Die Modifikationen, welchen Individuen der fraglichen Population unterliegen, werden also eine Abspiegelung der Umstände sein. In dieser Weise wird ein Kommiskuum, obgleich genotypisch vollkommen einförmig, wenn es nur ein grosses Gebiet bewohnt, den Eindruck machen vielförmig zu sein und Formen zu umfassen, welche an den verschiedenen Umständen, unter welchen sie Leben, angepasst sind. Buchstäblich ist dem auch so. Man soll jedoch bedenken, dass jede dieser angepassten Formen imstande ist die Stelle jeder anderen einzunehmen, und dass, wenn man die verschiedenen Formen neben einander unter denselben Umständen kultiviert, diese einander sofort gleich werden. Oft wird durch die individuelle Anpassung dasselbe Bild hervorgerufen als das,

welches auf die in folgenden Paragraphen zu besprechende Weise in vielförmigen Kommiskuen entsteht.

Stellen wir uns nunmehr eine Population vor, welche aus einander ungleichen Individuen besteht, und denken wir uns sofort das andere Extrem, welches in der Natur auch tatsächlich das allgemeinste zu sein scheint, nämlich, dass alle Individuen genotypisch in hohem Grade verschieden sind, dass also jedes Individuum seine Entstehung der Bastardierung zweier sehr verschiedenen Individuen und der Verschmelzung zweier sehr verschiedenen Gameten verdankt, sodass jedes Individuum eine Neukombination darstellt und für manche Erbanlagen isozygot (homozygot), für die meisten jedoch anisozygot (heterozygot) ist.

Wenn nun diese Population ein beschränktes Gebiet bewohnt, so dürfen wir annehmen, dass die Einflüsse, welche auf ein gewisses Individuum einwirken, dieselben sein werden als die, welche auf jedes andere Individuum einwirken. Wo nun die Individuen in zahllosen Erbanlagen verschieden sind und wir annehmen müssen, dass jede Eigenschaft eines Lebewesens alle andere beeinflusst (wenn auch die eine weniger, die andere mehr), so müssen wir auch annehmen, dass alle Individuen auf den äusseren Umständen in verschiedener Weise reagieren werden. Eine Aenderung der Umstände wird bald für alle Individuen nachteilig, bald für alle vorteilhaft, bald für einen Teil der Individuen günstig, für andere ungünstig sein. In jedem Fall wird aber ein Teil der Individuen den anderen gegenüber im Vorteil sein, und dies sicherlich auch in Bezug auf die Fortpflanzung. Wie geartet dieser Einfluss sein wird ist im allgemeinen nicht zu sagen, aber es ist unmöglich, dass er gar keine selektierende Wirkung auf die Population ausüben wird. Gewisse Erbanlagen müssen zahlreicher, andere weniger zahlreich werden. In dieser Weise kann die Selektion Ursache vom Aussterben gewisser Erbanlagen in der Population werden. Bewohnt die Population das Gebiet schon längere Zeit, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass dieses Aussterben von Erbanlagen stattfinden wird, nicht gross mehr, weil die Umstände, die es verursachen würden, gewiss schon einmal vorhanden gewesen sind und damals das Aussterben derselben Erbanlagen bewirkt haben. Wenn also eine Population ein bestimmtes Gebiet schon lange bewohnt, so wird ihre Zusammensetzung ziemlich konstant sein. Mit dem Wechseln der Umstände wird auch die Zusammensetzung der Population mehr oder weniger wech-

seln, zum Aussterben gewisser Erbanlagen wird es jedoch nicht leicht mehr kommen, obgleich dies immer möglich bleibt. Geschieht es, dass die Umstände für die Population in demselben Gebiet sich bleibend ändern, so kann dies wieder das Aussterben gewisser Erbanlagen verursachen. Hat eine bestimmte Population in einem bestimmten Gebiet starke Wechslungen der Umstände durch zu machen, so wird die Population jedesmal anderen selektiven Einflüssen unterworfen und werden jedesmal andere Erbanlagen ausgerottet.

In meiner vorigen Mitteilung (DANSER 1929) habe ich den Ausdruck *potentielle Polymorphie* gebraucht für das Total aller Kombinationen von Erbanlagen, welche eine Population zu erzeugen imstande ist. Wenn wir uns nochmals vergegenwärtigen, dass wir uns einstweilen auf den Standpunkt gestellt haben, dass keine Mutationen stattfinden, so ist aus dem vorhergehenden ersichtlich, dass Wechsel der Umstände, unter welchen ein Kommiskuum lebt, welches ein kleines Gebiet bewohnt, immer Verminderung der potentiellen Polymorphie und niemals Zunahme derselben verursachen wird. Ein Kommiskuum kann nur dann seine potentielle Polymorphie unvermindert beibehalten, wenn es nur so kleine Wechslungen der Umstände durchmacht, dass die individuelle Anpassung genügt um die selektive Wirkung der Umstände sehr klein zu machen, sodass zwar dann und wann gewisse Erbanlagen innerhalb der Population allgemeiner, andere weniger gemein werden, niemals jedoch eine aus der Population verschwindet. Wir ersehen hieraus, dass die Anpassungsfähigkeit der Individuen tatsächlich die Polymorphie einer Population beeinflusst, und zwar in dem Sinn, dass der selektive Einfluss der Umstände und die Verminderung der potentiellen Polymorphie um so geringer sein wird, je grösser die Anpassungsfähigkeit der Individuen ist.

Schreiten wir jetzt zu einer viel wichtigeren Betrachtung, nämlich der von Kommiskuen, welche ein so grosses Gebiet bewohnen, dass die Umstände nicht für alle Individuen in derselben Weise und in gleichem Grade wechseln. Wir müssen dann wieder zwei Möglichkeiten überlegen, und zwar erstens, dass das Gebiet so wenig gross ist, dass alle Individuen betreffs der Fortpflanzung für einander erreichbar bleiben, und zweitens, dass das Gebiet so gross ist, dass die Population in Teile zerfällt, die betreffs der Fortpflanzung nicht mehr für einander erreichbar sind, zwei Möglichkeiten, welche keineswegs scharf ge-

trennt sind, welche wir jedoch als Extreme einander gegenüberstellen können.

Sobald das Gebiet, welches von einem Kommiskuum bewohnt ist, so gross wird, dass die Umstände im einen Teil andere sind als im anderen Teil, so wird auch der selektive Einfluss der Umstände in diesen verschiedenen Teilen ungleich sein und die Zusammenstellung der Population wird in den verschiedenen Teilen verschieden werden. Es gibt aber ein Einfluss, der dies entgegengewirkt, nämlich die Möglichkeit von Bastardierung zwischen den Individuen der verschiedenen Teile, welche ja nach der Definition innerhalb jedes Kommiskums dann und wann, und in den Kommiskuen von getrenntgeschlechtlichen Individuen oder von zweigeschlechtlichen mit fortwährender Kreuzbefruchtung, zur Betrachtung deren wir uns einstweilen beschränken, fortwährend stattfindet. Wenn nämlich zwischen den Individuen des einen und des andern Teils durch die selektierende Wirkung der Umstände ein Unterschied entstanden ist, verhindert dies nicht, dass ein Individuum des einen Teils befruchtet wird von einem Individuum des andern Teils, sodass nach der Fortpflanzung, welche dieser Bastardierung folgt, der Einfluss der Selektion zum Teil aufgehoben worden ist. Je grösser der von der Selektion verursachte Unterschied war, um so grösser wird die zurückwirkende Kraft der Bastardierung sein. Diese zurückwirkende Kraft ist auch keine zeitliche; sie wirkt, solange von den durch Selektion entstandenen Unterschieden noch etwas übrig ist, oder solange die Selektion wieder neue Unterschiede verursacht. In dem hier besprochenen Fall werden also nur starke und fortwährend wirkende selektive Einflüsse bleibende Unterschiede zwischen den verschiedenen Teilen der Population verursachen können. Man kann sich z.B. den Fall denken, dass die selektierenden Einflüsse so stark sind, dass die abweichenden Individuen, welche durch die obengemeinte Bastardierung entstehen, sofort wegselektiert werden, schon bevor sie sich haben fortpflanzen können. In einem derartigen Fall würde es möglich sein, dass zwei vermischbare und auch fortwährend sich vermischende Formen angrenzende Gebiete bewohnen und doch vollkommen rein bleiben. Ein derartiger Fall ist jedoch gewiss äusserst selten. In allen Fällen müssen wir uns aber stets einen differenzierenden Einfluss der selektierenden Umstände vorstellen, welche von einem assimilierenden Einfluss der Bastardierung entgegengewirkt wird.

Vergegenwärtigen wir uns nunmehr das andere Extrem, nämlich das eines Kommiskuum, welches ein so grosses oder ein derartiges Gebiet bewohnt, dass verschiedene Teile des Kommiskuum betreffs der Fortpflanzung nicht mehr für einander erreichbar sind. In diesem Fall wird der differenzierende Einfluss der verschiedengerichteten Selektion in den verschiedenen Teilen sich erst recht geltend machen und können wir, von den vorhergehenden Betrachtungen ausgehend, *als Regel betrachten, dass dieses Kommiskuum* — also ein Kommiskuum mit grosser Polymorphie, das ein so grosses Gebiet bewohnt, dass in den verschiedenen Teilen die Individuen wesentlich verschiedenen Umständen ausgestellt sind, und die Individuen der verschiedenen Teile betreffs der Fortpflanzung für einander nicht mehr erreichbar sind, — *sich in verschieden zusammengestellte Populationen, das heisst in Konviven, differenziert.*

In Wirklichkeit zeigen viele Kommiskuen in der Natur das Bild, welches wir hier haben entstehen sehen, und dieses Bild ist denn auch mehrfach der Gegenstand verschiedener Theorien gewesen. Man denke nur an die Formenkreislehre des Zoologen KLEINSCHMIDT (1926, weiteres hierüber in § 12) und an die geographisch-morphologische Methode der Pflanzensystematik des Botanikers v. WETTSTEIN (1898). Die Ausdrücke, welche von verschiedenen Forschern gebraucht werden um dieselben Begriffe in diesem Zusammenhang zu bezeichnen, gehen weit auseinander. Systematiker gebrauchen gewöhnlich die Ausdrücke Unterart, Rasse, Kleinspezies, Varietät u.s.w. durcheinander, ohne sich von deren Bedeutung eine klare Vorstellung zu machen. Schlimmer ist jedoch, dass auch Genetiker, wider alle Erwartung, sich noch weniger darum kümmern, ob sie den einen oder den anderen Ausdruck gebrauchen. Dies letztere kommt vielleicht daher, dass sie im allgemeinen der Meinung sind, dass mit allen diesen Ausdrücken nahezu dasselbe gemeint wird, dass jedenfalls der Unterschied zwischen diesen und vielen anderen nur von sehr untergeordneter Bedeutung ist.

Wir haben also einen der Wege besprochen, auf welche Konviven entstehen dürften. Betrachten wir jetzt das Entstehen der Konviven näher; wir werden dann erfahren, dass dies noch auf viele andere Weisen stattfinden kann.

Der einfachste Fall (welcher jedoch selten vorkommt) ist, dass ein kleines Gebiet bewohnendes Kommiskuum plötzlich über ein

grosses Areal zerstreut wird, welches Teile umfasst mit für das Kommiskuum sehr verschiedenen Lebensumständen. Wir können uns z.B. ein Volk aus der gemässigten Zone denken, das ursprünglich ein kleines Land mit einem einförmigen Klima bewohnt und nun plötzlich in die Lage kommt, verschiedene fremde Länder mit sehr auseinandergehendem Klima kolonisieren zu müssen. Oder ein Unkraut, das vom Menschen aus seinem ursprünglichen kleinen Verbreitungsgebiet nach sehr verschiedenen Weltteilen verschleppt wird und dort einbürgert. Die panmiktische Population, vom Kommiskuum in der ursprünglichen Heimat gebildet, muss trotz einer grossen potentiellen Polymorphie sehr homogen gewesen sein, weil gegenüber den kleinen differenzierenden Einflüssen die starke assimilierende Kraft der fortwährenden Bastardierung gestanden hat. Sobald jedoch Teile dieser homogenen Population in sehr weit auseinander liegenden Ländern unter sehr verschiedenen Umständen zu leben genötigt werden, wird plötzlich eine starke Selektion ausgeübt. In wenigen Generationen werden alle Bestandteile vernichtet sein, welche die Umstände im neuen Vaterland nicht, und dazu viele, welche sie schwierig ertragen können. Wie gross der wegselektierte Teil sein wird, ist im allgemeinen nicht zu sagen. Falls die Individuen des Kommiskuum eine grosse Anpassungsfähigkeit haben und die Umstände in der neuen Heimat so günstig sind wie in der ursprünglichen oder sogar noch günstiger, wird die Selektion vielleicht gar keine sein. Widrigenfalls werden vielleicht alle oder fast alle Individuen sterben. Zwischen diesen extremen Fällen liegen natürlich alle denkbaren Zwischenstufen. Aber eins ist sicher, nämlich, dass die potentielle Polymorphie jeder einzelnen neugestifteten Population kleiner ist als die der ursprünglichen und dass die potentielle Polymorphie der gesamten neugestifteten Populationen höchstens so gross ist als die der ursprünglichen. Hat beim Einsiedeln in der neuen Heimat jede Population noch seine volle potentielle Polymorphie, so muss doch jede Kolonie sich durch mehr oder weniger weitgehende Selektion an die in der neuen Heimat waltenden Umstände anpassen, und also in jeder neuen Heimat ein neues Konvivium bilden.

Etwas verwickelter wird unsere Betrachtung, wenn wir uns ein Kommiskuum denken, welches sich nicht plötzlich, sondern allmählich von einem kleinen Gebiet über ein grösseres Areal verbreitet, und auf diese Weise in Gebieten mit verschiedenem Klima zu leben genötigt

wird. Lassen wir den Unterschied so ausdrücken: im ersteren Fall kommt das Kommiskuum von einem Gebiete A sofort in die Gebiete B, C, D, E, u.s.w., im letzteren Fall kommt es von A erst in B, von B in C, von C in D, u.s.w.. In beiden Fällen aber wird beim Betreten eines neuen Gebietes ein neues Konvivium gebildet. Bei jeder Bildung eines Konviviums aus einer vorigen geht, wie wir gesehen haben, von der Polymorphie ein Teil verloren und wird nichts Neues erworben, sodass im letzteren der genannten Fälle das Konvivium in B eine kleinere potentielle Polymorphie hat als in A, in C eine kleinere als in B, in D eine kleinere als in C, u.s.w. Daraus folgt, dass die Bildung eines neuen Konviviums aus einem vorigen in diesem Fall jedesmal schwieriger vor sich gehen muss, bis sie endlich nicht mehr möglich ist. In Wirklichkeit wird dieser Fall selten vorkommen, weil es meistens möglich bleibt, dass das Konvivium in B seine potentielle Polymorphie vermehrt durch Bastardierung mit dem Konvivium in A, das Konvivium in C durch Bastardierung mit dem Konvivium in B, u.s.w., oder dann und wann sogar das Konvivium in C durch Bastardierung mit dem Konvivium in A, u.s.w., sodass schliesslich doch wieder Erbanlagen von A in C oder D oder noch weiter geraten können. Denn wir müssen bedenken, dass Erbanlagen, die in A bestehen bleiben, in B hingegen auf die Dauer ausgerottet werden, vielleicht in C wieder eine Existenzmöglichkeit hätten, ja, möglich eine grössere als in A.

Hieraus folgt der wichtige Schluss, dass Einfuhr fremder Elemente in ein Konvivium bald günstig, bald ungünstig auf die Lebensfähigkeit des Konviviums wirken kann. Ich betone dies absichtlich, weil viele der Meinung sind, dass es für die Lebensfähigkeit einer Rasse immer nachteilig sei, wenn Elemente aus einer fremden Rasse herein gebracht werden. Ich glaube, Züchter wissen ganz gut, dass Einfuhr von fremden Elementen in einer kultivierten Rasse immer riskant ist, aber bei weitem nicht immer einen ungünstigen Erfolg hat, zumal mit Hinsicht auf die Lebensfähigkeit.

Eigentlich ist die Sache noch bedeutend verwickelter als wir uns bis jetzt vorgestellt haben. Die Erbanlagen eines Lebewesens wirken ja nicht unabhängig von einander. Eine Erbanlage X kann für ein Lebewesen schädlich sein, so lange eine Erbanlage Y gleichfalls anwesend ist, hingegen nützlich, sobald dies nicht mehr der Fall ist. Eine Erbanlage X, welche in einer Population B vorkommt, kann

also aus dieser Popula ion wegselektiert werden, weil in dieser Population auch eine Erbanlage Y anwesend ist. Wird nun die Population B beim Uebergang in ein anderes Gebiet in eine Population C umgewandelt und dabei die Erbanlage Y ausgerottet, so kann die Erbanlage X für diese Population eine nützliche, und durch ihre günstige Wirkung allgemeiner werden. Die Einfuhr der Erbanlage X von A in B wird auf B also eine ungünstige Wirkung haben, die Einfuhr derselben Erbanlage in C eine günstige. Hieraus ist ersichtlich, dass Mischung von Konviven (welche wir beim Menschen gewöhnlich Rassenmischung nennen) bald einen günstigen, bald einen ungünstigen Erfolg haben kann. Eins wird aber immer der Fall sein: die Bildung eines Konviviums aus einer einzigen andern geht mit Verminderung der potentiellen Polymorphie, Vermischung von Konviven mit Zunahme derselben Hand in Hand.

Das in diesem Paragraphen bisher Besprochene zusammenfassend können wir also Folgendes sagen. Wenn ein Kommiskuum sich über ein so grosses Areal verbreitet, dass seine verschiedenen Teile unter verschiedenen Umständen leben müssen, findet in diesen verschiedenen Teilen durch die selektierende Wirkung dieser Umstände Verminderung der potentiellen Polymorphie statt und werden also neue Konviven gebildet. Dieser Bildung neuer Konviven steht fortwährend die assimilierende Wirkung der Bastardierung gegenüber. Je vollkommener die Isolierung ist, um so geringer ist diese assimilierende Wirkung und um so stärker die differenzierende Wirkung der verschiedenen Umstände. Isolierung an sich hat keine konvivenbildende Wirkung, hebt nur die assimilierende Wirkung der Bastardierung auf.

Nach diesen Auseinandersetzungen kann es klar sein, dass die sogenannten Kulturrassen, welche der Mensch aus wilden Tieren und Pflanzen kultiviert hat, wesentlich in ganz derselben Weise entstanden sind. Man braucht nur eine Population mit grosser potentieller Polymorphie zu isolieren und in irgend welcher Richtung zu selektieren, und ein neues Konvivium entsteht. Diese Selektion kann ganz unbewusst oder zum Teil bewusst ausgeübt werden, die Isolation gleichfalls. Erbanlagen des wilden Kommiskuum, welche der Kultur hinderlich sind, werden schon unbewusst wegselektiert. Erbanlagen, welche die Kultur zwar erleichtern, dem praktischen Zweck der Kultur jedoch im Wege stehen, müssen bewusst ausgerottet werden.

Schon dadurch, dass man eine wilde Population unter Kulturumstände bringt, findet eine Selektion statt. Geht diese in der gewünschten Richtung, so kann der Züchter sie einfach hinnehmen; ist sie dem Züchter gleichgültig, so kann er sie unbemerkt lassen; ist sie nachteilig, so muss er ihr entgegenreten. In jedem Fall muss der Züchter isolieren. Die bleibende Möglichkeit von Bastardierung mit der wilden Form wird ein Verwildern oder ein Degenerieren der Kulturform verursachen. Bastardierung dieser Art muss so viel wie möglich verhindert werden und eventuell gebildete Bastarde müssen ausgerottet oder wenigstens an der Fortpflanzung verhindert werden. Auch bei der in Kultur genommenen Population ist die potentielle Polymorphie immer vermindert, und es ist also schwierig, aus dem durch Kultur entstandenen Konvivium nochmals eine neue Kulturform zu gewinnen. Wünscht man die Bildung eines andern Konviviums aus derselben Wildform, so muss man entweder wieder zur wilden Population oder zur Bastardierung des gewonnenen Kulturkonviviums mit der wilden Stammform seine Zuflucht nehmen, mit folgender Selektion in der gewünschten Richtung.

Dass dies in der Züchterpraxis auch wirklich geschieht, deutet schon darauf hin, dass wirklich bei der Bildung einer Kulturform aus einer wilden Form die potentielle Polymorphie herabgesetzt wird, und dass die Vorstellung, Kulturformen verdanken ihr Entstehen einer Mutation, im allgemeinen unrichtig ist, denn in diesem Fall müsste bei der Bildung einer Kulturform die potentielle Polymorphie zunehmen. Auch die Tatsache, dass sehr oft bei Bastardierung von verschiedenen Kulturrassen derselben Wildform diese letztere plötzlich zum Vorschein kommt, stimmt völlig mit der Vorstellung, welche wir hier von der Konvivenbildung gegeben haben.

Es gibt noch mehr Tatsachen, welche mit Hilfe der angenommenen Vorstellungen erklärt werden können. Erstens die Erscheinung, dass beim in Kultur nehmen einer wilden Form, es ganz einfach ist, aus ihr Formen, welche der Wildform gegenüber rezessiv sind, zu kultivieren, jedoch äusserst schwierig solche, welche ihr gegenüber dominant sind. Dies rührt daher, dass eine dominante Eigenschaft, welche für die Wildform schädlich ist, in der Natur schnell und rücksichtslos wegselektiert wird. Nicht nur die Individuen, welche für die fragliche Erbanlage isozygot sind, jedoch auch die, welche dafür anisozygot sind, sind den andern gegenüber im Nachteil. Ist hingegen eine rezes-

sive Erbanlage für ein Lebewesen schädlich, so werden nur die Individuen, in welchen sie isozygot anwesend ist, wegselektiert, die, in welchen sie anisozygot vorkommt, nicht, weil sie für die Selektion denselben Wert haben als die, welche die Erbanlage nicht haben. In einer in der freien Natur lebenden Population können also allerhand schädliche Erbanlagen bestehen bleiben, wenn sie nur rezessiv sind. Nehmen wir also eine derartige Population in Kultur, so werden sofort allerhand rezessive Typen zum Vorschein kommen, die bei Isolation sofort konstant sind. Kein Wunder also, dass die Hauptmasse aller kultivierten Varietäten durch der wilden Stammform gegenüber rezessive Eigenschaften gekennzeichnet sind. Sobald man solche Formen mit einander bastardiert, muss eine Form entstehen, welche gerade die Eigenschaften zeigt, welche über alle diese Abweichungen dominant sind, kurz gesagt: bei Bastardierung von Kulturrassen kommt der wilde Stammform zum Vorschein.

Ein Beispiel. Wenn man ein wilde Tierart in Kultur nimmt, hat man einige Wahrscheinlichkeit albinistische Individuen auftreten zu sehen. Obgleich nun in der wilden Population derartige Individuen vielleicht nicht beobachtet wurden, so beweist ihr Auftreten in der Kultur, dass in der freien Natur anisozygot weisse Individuen anwesend waren. Die Natur behandelt Albinos jedoch nicht besonders sanft. Sobald die anisozygot-albinistische Individuen mit einander bastardieren und folglich albinistische Nachkommen erzeugen, werden diese letztere wahrscheinlich sofort ausgerottet. In der Kultur geschieht dies jedoch nicht; dort werden die weisse Individuen gerade isoliert und mit grösserer Sorgfalt erzogen. Und gerade weil die albinistische Form rezessiv ist, stellen sie sich sofort als konstant heraus. Melanistische Individuen können hingegen nicht in dieser Weise erhalten werden; falls sie in der freien Natur den andern gegenüber im Vorteil sind, ist die Wahrscheinlichkeit gross, dass sie schnell allgemeiner und zum Typus der Population werden. Falls der Melanismus aber schädlich ist, so wird er bald völlig aus der Population verschwinden, auch in anisozygoter Form, und also in der Kultur auch nicht auftreten. Dominante Abweichungen muss man also in der freien Natur aufsuchen. Sie werden in vielen Fällen erst nach längerer Selektion konstant. Wenn man nun neben der weissen Abweichung in derselben Weise eine langhaarige in Kultur erhalten hat, welche also gleichfalls der Wildform gegenüber rezessiv ist, und man die

albinistische Abweichung mit der langhaarigen bastardiert, so kommt eine nichtalbinistische, nichtlanghaarige Form, also die wilde Stammform, zum Vorschein.

Kehren wir jetzt zu unsern Betrachtungen zurück über die Weisen, in der Konviven entstehen können.

Die Entstehungsweise eines neuen Konviviums ist dann und wann viel einfacher als die hiervor besprochenen, nämlich wenn, wie oft geschieht, wenige Individuen oder sogar ein einziges zweigeschlechtliches Individuum über grosse Distanz vom ursprünglichen Vaterland fortgeführt wird. Wie oft geschieht es z.B. nicht, dass von einer Pflanzenart ein einziger Same weit verschleppt wird und in einem ganz anderen Lande eine neue Population stiftet. In diesem Fall ist es äusserst unwahrscheinlich, dass dieses einzige Individuum die ganze potentielle Polymorphie der Population mitgenommen hat. Dies würde nur dann der Fall sein, wenn das Individuum anisozygot gewesen wäre für alle Erbanlagen, welche in der Population überhaupt anisozygot sein könnten. In allen andern Fällen wird die neugestiftete Population eine geringere, und in den meisten Fällen eine bedeutend geringere potentielle Polymorphie haben als die Stammpopulation und wahrscheinlich auch ein ganz anderes Aspekt haben, also ein neues Konvivium sein.

Gleich einfach ist die Entstehungsgeschichte neuer Konviven, wenn sie durch das Aussterben grosser Teile der Stammpopulation entstehen. Man kann sich ja den Fall denken, dass von einer weitverbreiteten, polymorphen, aber homogenen Population durch eine Katastrophe die Hauptmasse vernichtet wird und nur hier und da einige Individuen übrigbleiben. Falls nun die übrigbleibenden Individuen sich fortzupflanzen und die Population wiederherzustellen anfangen, so haben die einstweilen noch getrennten Teilpopulationen jede für sich eine bedeutend kleinere potentielle Polymorphie als die ursprüngliche Gesamtpopulation und stellen ebensoviele verschiedene Konviven dar. Möglich ist, dass die Teilpopulationen, nachdem sie sich verbreitet haben, sich wieder begegnen und zusammenfliessen; die potentielle Polymorphie der aus dieser Zusammenfliessung entstandenen Population kann dann die der ursprünglichen wieder annähernd gleich sein, ist jedoch wahrscheinlich kleiner.

Es sind nicht allein die neuen Umstände, unter welche ein Teil eines Kommiskums kommt, welche die Entstehung eines neuen

Konviviums verursachen. Auch die Migration kann schon einen selektierenden Einfluss ausüben, sodass schon Selektion stattgefunden hat, bevor der abgetrennte Teil des Kommiskuum das neue Vaterland erreicht. In einem derartigen Fall ist nach der Migration die Bildung des neuen Konviviums schon vollzogen. Stellen wir uns z.B. vor, dass eine Pflanze mittels Pappus an den Samen sich über grosse Distanz verbreitet. Die Schnelligkeit und Weite der Verbreitung stehen gewiss mit der Länge des Pappus, dem Gewicht der Samen und den Eigenschaften, welche hiermit zusammenhängen, wahrscheinlich also mit allen Eigenschaften der Pflanze, in Verband. Da nun die Verbreitung dieser Pflanze nicht von der mittleren, sondern von der grössten von den Samen abgelegten Strecke anhängig ist, so findet schon während des Migrierens eine starke Selektion statt in Bezug auf fast jede Eigenschaft. Die Population, welche aus den am weitesten verbreiteten Samen aufwächst, hat also gewiss eine andere Zusammenstellung als die, aus welcher sie entstanden ist, stellt also ein neues Konvivium dar.

Eine ähnliche Betrachtungsweise gilt für Tiere, welche sich fliegend verbreiten. Gleichfalls für den Menschen, welcher imstande ist sich plötzlich weit von seiner Heimat einen neuen Wohnort zu suchen. Es ist ja z.B. selbstverständlich, dass die Personen eines Volkes, welche Lust haben sich in eine bestimmte Kolonie anzusiedeln, durchschnittlich weder geistig noch körperlich das Mittlere ihres Volkes vertreten werden. Im voraus kann man schon sagen: sie werden, durchschnittlich unternehmender, stärker, gesunder, aber auch weniger empfindlich, weniger künstlerisch veranlagt, u.s.w. sein.

Man meine nicht, dass für die Bildung von Konvivien eine Isolation durch grosse Distanz oder eine Migration nötig ist. Bei der Besprechung der Bildung von Kulturkonvivien hatten wir schon ein Beispiel einer Isolation ohne Migration und von einer Aenderung der Umstände auf andere Weise. Ein anderes Beispiel von Konvivien, welche ohne Migration entstehen können, bieten die saisondimorphen Kommiskuen dar. Diese zeigen den Fall, dass eine Population, welche homogen aber polymorph ist in Bezug auf die Blütezeit, verhindert wird in der mittleren Blütezeit zu blühen, sodass auf der einen Seite ein frühblühendes, auf der anderen Seite ein spätblühendes Konvivium entsteht. Diese zwei Konvivien können einander in gewissen Fällen durch den grossen Blütenzeitunterschied betreffs der Fortpflanzung

nicht mehr erreichen und sind dann isoliert, obgleich sie auf demselben Boden wachsen. Da mit dem Blütezeitunterschied selbstverständlich manche andere Unterschiede Hand in Hand gehen, müssen solche Saisonkonviven auch betreffs des Aeusseren verschieden sein und im extremen Fall sich ganz wie verschiedene Kommiskuen verhalten. Aus obigen Erörterungen ist jedoch begreiflich, dass nicht jedes Kommiskuum imstande sein wird, solche Saisonkonviven zu bilden; ebenfalls ist es gar nicht sicher, dass Kommiskuen, welche unvollständig getrennte Saisonkonviven darbieten, später völlig getrennte bilden werden. Dies alles ist von der Grösse und Natur der potentiellen Polymorphie abhängig.

Schliesslich müssen wir noch eine Weise von Konvivenbildung möglich erachten, welche enge mit der Frage der Bildung neuer Kommiskuen zusammenhängt und daher in dieser Mitteilung nicht eingehend besprochen werden kann. Wir sind ja fast gezwungen uns vorzustellen, dass dann und wann auch neue Kommiskuen entstehen. Wenn dies wirklich der Fall ist, müssen wir uns vorstellen, dass ein Kommiskuum, welches einmal ein neues Kommiskuum erzeugt hat, dasselbe nochmals erzeugen kann, und dann ist es nicht wahrscheinlich, dass es dies an vollkommen derselben Stelle und aus völlig derselben Form erzeugen wird. Die Erzeugung eines neuen Kommiskums besteht ja einzig darin, dass eine Form entsteht, welche sowohl mit dem Stammmiskuum als mit jedem andern nicht vermischbar ist und trotzdem imstande ist sich fortzupflanzen. Dass ein neues Kommiskuum zweimal gebildet wird, bedeutet nicht, dass zweimal dieselbe Form hervorgebracht wird, nur, dass neben der ersten Form, die ein neues Kommiskuum darstellt, wieder eine erzeugt wird, welche sich allen andern Kommiskuen gegenüber in derselben Weise verhält und mit der ersteren neugebildeten sich vermischen kann. Nichts zwingt uns, uns vorzustellen, die zweite Form sei der ersteren völlig gleich. Sobald dies alles jedoch möglich ist, kann ein Kommiskuum auch an mehr als einer Stelle entstehen und in mehr als einer Form, sodass das neue Kommiskuum sofort aus mehreren Konviven zusammengestellt ist. Dies kann natürlich ein nur zeitlicher Zustand sein. Sobald die zwei in dieser Weise entstandenen Konviven einander begegnen, können sie sich vermischen, vielleicht völlig zusammenfliessen, und die durch diese Verschmelzung entstandene, mit einer grösseren potentiellen Polymorphie versehene Population ist

dann wieder imstande in einer der schon besprochenen Weisen neue Konviven zu bilden.

§ 5. *Ueber den Einfluss von Bastardierung mit andern Kommiskuen auf die potentielle Polymorphie eines Kommiskuums und die Konvivenbildung*

Wir haben gesehen, dass ein völlig einförmiges Kommiskuum nicht imstande ist Konviven zu bilden. Es ist jedoch möglich, dass ein derartiges Kommiskuum mit einem andern Kommiskuum desselben Kompariums bastardiert und dann ist es denkbar, dass es seine Einförmigkeit verliert und die Bildung von Konviven anfangen kann. Betrachten wir dies näher.

Dass Bastardierung von Kommiskuen innerhalb desselben Kompariums möglich ist, folgt aus den Definitionen der Begriffe Komparium und Kommiskuum. Aus diesen Definitionen folgt aber auch, dass die Kommiskuumbastarde nicht mit Bastarden verschiedener Formen innerhalb eines Kommiskuums auf eine Linie gestellt werden dürfen. Sie sind nämlich nicht imstande durch Kreuzung untereinander oder durch Rückkreuzung mit den Stammeltern eine Reihe intermediärer Formen zwischen den beiden bastardierten Kommiskuen zu bilden und die beiden Kommiskuen zu vermischen. Meistens ist die Ursache dieser Erscheinung darin gelegen, dass die gebildeten Bastarde eine herabgesetzte Fertilität zeigen, bei Bastardierung unter einander eine schwächliche, wenig lebensfähige Nachkommenschaft bilden und bei Rückkreuzung mit den Stammkommiskuen entweder gleichfalls eine nichtlebensfähige Nachkommenschaft bilden oder nur lebensfähige Formen, welche zu den Stammkommiskuen zurückkehren. Oft kann man beobachten, dass Befruchtung eines Kommiskuumbastardes mit einem der Stammkommiskuen einen viel besseren Erfolg hat als Bastardierung gleicher Kommiskuumbastarden unter einander; aber trotzdem gelingt es nicht eine Reihe intermediärer Formen zu erzeugen, wenigstens keine, welche betreffs der Lebensfähigkeit mit den reinen Kommiskuen konkurrieren können. Wenn man bedenkt, dass die meisten Kommiskuen gar nicht zur Bildung von Bastarden fähig sind und dass auch zwischen bastardierenden Kommiskuen noch sehr selten eine schwache Reihe intermediärer Formen erzeugt werden kann, so ist es einleuchtend, dass das Vor-

kommen seltener Grenzfällen die Bedeutung der in dieser Mitteilung gegebenen Betrachtungen kaum beeinflusst.

Dies alles verhindert jedoch nicht, dass Kommiskuumbastarde die Polymorphie der bastardierten Kommiskuen beeinflussen, und zwar vermehren können. Es ist nämlich mehrfach beschrieben worden, dass Kommiskuumbastarde durch iterative Befruchtung mit einem der Stammkommiskuen schliesslich Formen hervorbrachten, welche immer fertiler und dem für die Befruchtung verwendeten Kommiskuum immer ähnlicher wurden, bis schliesslich eine Form erhalten wurde, welche wieder normal fertil und dem zur iterativen Befruchtung verwendeten Kommiskuum gleich oder fast gleich war. Auf dem letzteren Fall kommt es gerade an. Wenn schliesslich in dieser Weise eine Form erzeugt werden kann, welche dem für die iterative Befruchtung benutzten Komiskuum nicht völlig gleich ist, aber überigens in dieses Kommiskuum aufgenommen werden kann, so besteht auch die Möglichkeit, dass bei einer derartigen Bastardierung zwei Kommiskuen ihre Autonomie völlig beibehalten, während doch Erbanlagen vom einen Kommiskuum in das andere übersiedeln. In dieser Weise kann also ein völlig einförmiges Kommiskuum seine Einförmigkeit verlieren und ein nichteinförmiges seine potentielle Polymorphie vermehren. Bastardierung von Kommiskuen kann also für die Bildung von Konviven Bedeutung haben.

§ 6. *Ueber den Einfluss von Mutationen auf die Konvivenbildung*

Als Kriterium für die Existenz von Mutationen betrachtet man oft die Möglichkeit einer spontanen Aenderung einer genotypisch vollkommen einförmigen Population in eine polymorphe, gleichviel ob für diese Aenderung ein äusserer Umstand anzuweisen ist oder nicht. Nun ist es ausserordentlich schwierig festzustellen, ob wir es je mit einer einförmigen Population zu tun haben, und es ist darum wissenschaftlich nicht zulässig, das Auftreten abweichender Formen in einer Population, welche während einiger Generationen sich unserm Auge als einförmig dargetan hat, als einen Beweis für die Existenz von Mutationen zu betrachten. Es können in der scheinbar uniformen Population unsichtbare anisozygote Erbanlagen anwesend sein, welche ganz den Gesetzen der Segregation unterworfen sind und dann und wann eine für unseres Auge wahrnehmbare Kombination bilden, welche den Eindruck macht, von einer spontanen Genenänderung

hervorgerufen zu sein. Dies verhindert uns aber nicht zu erwägen, welchen Einfluss auf die Konvivienbildung Mutationen haben würden, wenn sie beständen.

Wenn in einem völlig einförmigen Kommiskuum Mutationen auftreten würden, so würde dieses Kommiskuum von dem Augenblick an nicht mehr völlig einförmig sein und denselben differenzierenden Einflüssen der Umstände und assimilierenden Einflüssen der Bastardierung unterworfen sein als jedes andere polymorphe Kommiskuum. Exakt wahrnehmbar würde diese Aenderung, wie schon oben bemerkt, nicht sein. Wir können also sofort zur Erörterung der polymorphen Kommiskuen fortschreiten.

Wenn in einem nicht völlig einförmigen Kommiskuum Mutationen auftreten, so können wir bei unseren Besprechungen folgende drei Möglichkeiten unterscheiden:

1. Die durch Mutation entstandene neue Form ist mit der Stammform vermischar.

2. Die neue Form ist mit der Stammform nicht vermischar, aber doch bastardierbar.

3. Die neue Form ist mit der Stammform gar nicht bastardierbar.

Den 2. und 3. Fall wollen wir hier nicht ausführlich besprechen. Im 2. Fall wurde ein neues Kommiskuum, im 3. ein neues Komparium entstehen.

Ausführlicher möchte ich jedoch den Fall erörtern, dass die durch Mutation entstandene neue Form mit der Stammform vollkommen vermischar geblieben ist.

Bewohnt das Kommiskuum, in welchem die Mutation stattfindet, ein kleines Gebiet, so wird die Mutation die Homogenität des Kommiskums kaum beeinflussen. Das Kommiskuum wird zwar etwas polymorpher werden, aber die durch die Mutation entstandene neue Anisozygote wird sich bald gleichmässig über das ganze Kommiskuum verbreiten. Prinzipiell Neues findet also im fraglichen Kommiskuum nicht statt. Falls jedoch das Kommiskuum ein grösseres Gebiet bewohnt und trotzdem bisher einförmig geblieben wäre, so würde eine Mutation an einer bestimmten Stelle eine bleibende Heterogenität verursachen können. In diesem Fall ist jedoch kein Grund vorhanden anzunehmen, dass die Mutation nicht an mehreren Stellen zugleich auftreten würde. Nimmt man an, dass es ein abnormer Umstand ist, welche die Mutation verursacht, so darf man auch annehmen, dass

die Mutation nicht an allen Stellen gleichmässig auftritt, dass also durch die Mutation ein neues Konvivium entsteht. Dieses Konvivium würde jedoch von einem, das bloss durch die selektierende Wirkung desselben Umstandes entstanden wäre, nicht unterscheidbar sein.

Ein Beispiel. Nehmen wir an, ein bestimmter Bestandteil des Bodens sei imstande, bei einer blaublütigen Pflanze weissblütige Mutationen hervorzurufen. Ueberall, wo dieser Bestandteil im Boden anwesend ist, wird dann diese Varietät auftreten. Es entsteht also ein Konvivium, welches zum Teil weissblütig ist, neben einem andern, welches rein blaublütig ist. Derselbe Erfolg wird jedoch erreicht, wenn dieselbe Mutation überall stattfindet, aber wo der fragliche Bestandteil im Boden fehlt, die weissblütige Varietät ausstirbt, an den Stellen wo er anwesend ist, am Leben bleibt; oder wenn die Population beim Besiedeln der Gegend, wovon die Rede ist, gemischt blau- und weissblütig war, und die weissblütige Varietät an den Stellen wo der gemeinte Bestandteil im Boden fehlt ausstirbt. Sogar im Fall, dass die Mutation vor unsern Augen stattfände, würden wir sie doch nicht als eine solche erkennen. Wir sehen also, dass Konviven gewiss durch Mutationen entstehen durften, dass aber durch Mutation entstandene Konviven sich in nichts von solchen unterscheiden würden, welche durch die selektive Wirkung der Umstände entstanden sind. Wo nun die selektierende Wirkung der Umstände eine Tatsache ist, die Existenz von Mutationen jedoch nur in sehr seltenen Fällen als exakt bewiesen erachtet werden darf, brauchen wir niemals ein Konvivium als durch Mutation entstanden zu betrachten.

Schliesslich müssen wir nachgehen, welchen Einfluss eventuelle Mutationen auf ein Kommiskuum haben würden, welches schon in Konviven differenziert ist. In diesem Fall sind wir nicht gezwungen anzunehmen, die stattfindenden Mutationen seien in allen Teilen des Kommiskuumes dieselben. In diesem Konvivium wird diese, in jenem Konvivium jene Mutation auftreten. Die Mutationen werden also die Unterschiede zwischen den Konviven vergrössern. Auch die verschiedenen Umstände, unter welchen die verschiedenen Konviven leben, können dies jedoch tun, und die Mutationen werden also auch in diesem Fall nicht eine Erscheinung hervorrufen, welche auch nicht durch Bastardierung und Selektion verursacht werden könnte.

Die Frage ist nun, was Konviven zeigen werden, welche eine sehr

lange Zeit von einander getrennt gewesen sind und durch die in dieser Zeit aufgetretenen Mutationen immer mehr von einander verschieden geworden sind, und dann schliesslich bei einander gebracht werden und in der Gelegenheit kommen sich mit einander zu vermischen. Allerhand durch Mutation entstandene Eigenschaften, welche in den getrennten Konviven mit den andern harmonierten, werden dies in der gemischten Population nicht mehr tun und für die Population schädlich sein (für einen Züchter vielleicht gerade grossen Wert haben). Als solche dürfen wir die extravaganten Eigenschaften betrachten, welche ja so oft auftreten, wenn man sehr verschiedene und lang getrennt gewesene Konviven eines Kommiskuum mit einander bastardiert. Gibt uns das Auftreten von Extravaganten bei Bastardierung nun ein Beweis, dass in den lang getrennt gewesenen Konviven Mutationen stattgefunden haben? Es kommt mir vor, dass dies keineswegs der Fall ist. Wenn nämlich ein Kommiskuum sich durch das Aussterben gewisser Erbanlagen in seinen verschiedenen Teilen in verschiedenen Konviven differenziert hat, nachher aber in den verschiedenen Teilen das Aussterben von Erbanlagen weiter fortgeschritten ist (was ja immer der Fall ist), so kann bei Wiedervermischung der entstandenen Konviven ein ganz anderer Zustand hervortreten als in dem ursprünglichen nichtdifferenzierten Kommiskuum herrschte, und dies kann sich in der Bildung unharmonischer Kombinationen von Eigenschaften bei gewissen Individuen, dass heisst, im Auftreten von Extravaganten, äussern.

Es scheint also keine Erscheinung innerhalb der Kommiskuen zu sein, welche zur Annahme von Mutationen zwingt, und wir können also bei unseren Betrachtungen über das Entstehen von Konviven die Existenz von Mutationen ausser Betracht lassen.

Es bleibt natürlich die Frage, ob auch das Entstehen neuer Kommiskuen und Komparien, d.h. neuer Formen, welche mit der Stammform nicht mehr vermischbar oder sogar nicht mehr bastardierbar sind, ohne Mutationen erklärt werden kann. Es ist hier nicht die Stelle dies ausführlich zu erörtern. Nur möchte ich darauf aufmerksam machen, dass diejenigen, denen viel daran liegt zu beweisen dass Bastardierung die Hauptursache der Evolution sei, dieser Frage an erster Stelle ihre Aufmerksamkeit widmen müssen. Die Möglichkeit einer Bildung neuer Kommiskuen durch Bastardierung, und zwar durch Bastardierung verschiedener Kommiskuen

desselben Kompariums, kann als neuerdings bewiesen betrachtet werden (KARPECHENKO 1928).

Zum Schluss eine Bemerkung. Es ist eine weitverbreitete Auffassung, dass Rassen (richtiger gesagt Konviven), welche während sehr langer Zeit von einander getrennt gewesen sind, die Fähigkeit verlieren würden, sich mit einander zu vermischen. In dieser Weise würden dann aus Rassen Arten, in unserer Nomenklatur: aus Konviven Kommiskuen gebildet werden. Es ist mir jedoch keine einzige Tatsache bekannt geworden, welche auf die Richtigkeit dieser Auffassung hindeutet. Sie scheint mir nichts anderes als eine theoretische Konsequenz der landläufigen dogmatischen Vorstellung der Evolution, welche in sehr ungenügender Weise durch Tatsachen unterstützt wird. Wenn wirklich einmal bewiesen würde, dass Isolation an sich, sei es auch nur nach sehr langer Zeit, die Vermischbarkeit oder Bastardierbarkeit von Populationen vermindern würde, so könnte ich das nur durch die Annahme von Mutationen erklären. Bis jetzt scheinen mir jedoch für die Annahme von Mutationen keine zwingenden Gründe anwesend zu sein.

§ 7. *Einige aus den vorhergehenden Betrachtungen zu ziehende, für die Abstammungslehre wichtige Schlussfolgerungen*

In § 4 haben wir gesehen, dass ein Kommiskuum, wenn es sich von einem kleinen Gebiet A über eine Anzahl anderer Gebiete, B, C, D, E, u.s.w. verbreitet, sich differenziert in ebenso viele Konviven, und dass die Eigenschaften dieser Konviven oft deutlich irgend eine Beziehung zu den Umständen, worunter zu leben sie in diesen Gebieten genötigt sind, aufweisen. Ein Faunist oder Florist kann durch vieljährige Beobachtung der Konviven vieler Kommiskuen eine dermaßen entwickelte bewusste oder unbewusste Einsicht in diesen Zusammenhang erlangen, dass er aus den Eigenschaften eines Konviviums, welches er zum ersten Mal beobachtet, manchmal ersehen kann, unter welchen Umständen es gelebt hat. Die einfache Anwendung der Betrachtungen aus den vorigen Paragraphen belehrt uns jedoch, dass dies nicht immer möglich sein kann.

Wenn nämlich ein Kommiskuum sich langsam von einem Gebiet A über ein Gebiet B verbreitet, von einem Gebiet B über C, und so weiter, so werden die Umstände in jedem Gebiet, in welchem das Kommiskuum lebt, ihm seinen Stempel aufdrücken, jedoch in anderer Weise

als im Fall, dass das Kommiskuum sich von A sofort über B. C. D. u.s.w. verbreitet. Beim Uebergang von A in B wird das Kommiskuum einen Teil seiner potentiellen Polymorphie verlieren, beim Uebergang von B in C wieder einen Teil. Im letzteren Fall wird in C ein anderes Konvivium gebildet werden, als wenn das Kommiskuum sofort von A in C übergegangen wäre. Wie öfter nun ein Kommiskuum in ein Gebiet mit anderen Umständen übergeht, um so verwickelter wird der Einfluss dieser verschiedenen Umstände auf die Eigenschaften des Konviviums sein, und schliesslich wird es unmöglich sein aus den Eigenschaften auf die Geschichte des Konviviums zu schliessen. Ich wies schon darauf hin, dass eine Eigenschaft, welche beim Uebergang von A in B als ungünstig wegselektiert wird, beim Uebergang von B in C für das neu entstehende Konvivium vielleicht als günstig bezeichnet werden muss, und trotzdem von den neuen Umständen nicht wieder hervorgerufen werden kann, wenn Bastardierung vom neuen Konvivium mit dem ursprünglichen nicht möglich ist. Vergleicht nun ein Faunist oder Florist das Konvivium in A mit dem in C, so wird er das Fehlen der gemeinten Eigenschaft in C, der Anwesenheit derselben in A gegenüber, nicht erklären können.

Noch irreführender sind die Erscheinungen, welche sich bei Vermischung verschiedener Konvivien darbieten. Die Eigenschaften eines Konviviums haben nicht jede für sich Bedeutung für das Konvivium, sondern nur in Verband mit den anderen Eigenschaften. Die einfache Beobachtung unserer Mitmenschen lehrt uns schon, dass dieselbe Charaktereigenschaft, welche bei einem der Eltern als eine Tugend betrachtet werden muss, bei einem Kinde in Zusammenwirkung mit anderen Eigenschaften oft als Fehler bezeichnet werden muss. Gleichfalls kann eine Eigenschaft in einem Konvivium von Menschen als eine angenehme Eigenschaft zum Vorschein kommen, dieselbe Eigenschaft in einem anderen Konvivium in Verband mit andern Eigenschaften als eine unangenehme. Diese Erscheinung zeigt sich in noch grösserem Masstab bei der Bastardierung verschiedener Konvivien. Wenn also in einem Lande zwei Konviviensich vermischen, so werden anfangs in der Mischpopulation die potentiellen Polymorphien der Stammpopulationen summiert werden. Die Mischpopulation wird in mancher Hinsicht den Eindruck machen zwischen den Stammpopulationen intermediär zu sein; sie ist dies aber schon in der ersten Bastardgeneration nicht mit Bezug auf die potentielle Polymorphie

und in weiteren Generationen gewiss nicht durch allerhand Kombinationen von Eigenschaften, welche in den getrennten Stammpopulationen unmöglich waren. Auch sind die Eigenschaften, welche in der Mischpopulation als günstig bzw. ungünstig bezeichnet werden müssen, gewiss nicht dieselben als die, welche in den Stammpopulationen dieselbe Bezeichnung verdienten. In der Mischpopulation werden also bald andere Erbanlagen wegselektiert als in den Stammpopulationen; die Mischpopulation kann auf die Dauer nicht intermediär bleiben zwischen den Stammpopulationen und es entsteht also ein neues Konvivium, welches zwischen den Stammkonviven nicht die Mitte hält. Wieweit das neue Konvivium vom Mittleren der Stammkonviven sich entfernen wird, ist im allgemeinen nicht zu sagen, aber immer wird sie grösser als Null sein und in gewissen Fällen wird sie bedeutend gross sein. Je grösser sie aber ist, um so schwieriger wird es sein, nachher eine Erklärung für die Herkunft des durch Vermischung entstandenen Konviviums zu finden.

Jedenfalls können wir als feststehend betrachten, dass es oft unmöglich ist aus den Eigenschaften eines Konviviums zu ersehen, von welchem Konvivium oder von welchen Konviven es stammt, *und dass es also wissenschaftlich unzulässig ist aus den Eigenschaften eines Konviviums auf seine Herkunft zu schliessen.*

Für denen, welche die Existenz von Mutationen nicht annehmen, bringt die Betrachtung der Komparien und Kommiskuen noch eine merkwürdige Konsequenz mit sich.

Es ist sicher, dass eine isolierte Population ohne Mutationen seine potentielle Polymorphie nicht vermehren, sondern nur vermindern kann und auch immer mehr oder weniger vermindern wird. Nun haben wir gesehen, dass man das Reich der Lebewesen in Komparien verteilen kann, und dass diese völlig isoliert sind mit Hinsicht auf Bastardierung mit einander. Wenn nun die potentielle Polymorphie jedes Kompariums allmählich vermindert, so vermindert auch die potentielle Polymorphie aller Komparien zusammen, das heisst des ganzen Reiches der Lebewesen. *Dies ist nun in schroffem Gegensatz zur landläufigen Auffassung der Evolution.* Diejenigen Biologen, die der Kreuzungstheorie anhängen, müssen also annehmen, dass, während die verwirklichte Polymorphie des Reiches der Lebewesen zugenommen hat, die potentielle Polymorphie immer abgenommen hat. Geht dies immer weiter, so müssen die potentielle Polymorphie und die

verwirklichte Polymorphie einander einmal begegnen und von diesem Augenblick an muss die Evolution stillstehen. Noch später wird die potentielle Polymorphie immer weiter abnehmen und die wirkliche Polymorphie wird mindestens gleich schnell abnehmen müssen.

Trotzdem würde es äusserst unwissenschaftlich sein, dieser Konsequenz wegen die Kreuzungstheorie in Abrede zu stellen. Denn unmöglich ist dieser Entwicklungsgang der lebenden Natur nicht, wenn auch die dafür benötigte Zeit eine äusserst lange sein mag.

§ 8. *Ueber das Trugbild, welches Kommiskuen von Selbstbefruchtern und Lebewesen mit langamer oder vegetativer Fortpflanzung darbieten können*

In den vorigen Paragraphen haben wir besprochen, wie viel konstanter die Grenzen der Komparien und Kommiskuen sind als die der Konvivien. Die Konvivien sind nur konstant, so lange die Umstände, unter welchen sie leben, konstant sind. Aenderung der Umstände bringt meistens Aenderung der Zusammenstellung mit sich; eine neue Gelegenheit zur Vermischung kann eine Revolution in der Zusammenstellung der Konvivien verursachen; neue Isolation, zusammen mit schon vorhandenen oder neu entstehenden Unterschieden in den Umständen, ruft neue Konvivien hervor. Treffen wir Kommiskuen an, deren Konvivien im Begriff sind sich zu ändern (die Menschheit ist ein gutes Beispiel), so ist der Verband zwischen den Kommiskuen und den Umständen, unter welchen sie leben, oft gar nicht klar. Deutlich wird der Verband erst, wenn Aenderungen in den konvivienbildenden Umständen lange Zeit nicht stattgefunden haben. Wir erhalten dann den typischen Zustand, welcher Anlass gewesen ist zur Unterscheidung von Konvivien überhaupt und der Ausgangspunkt für die Theorien über ihre Entstehung. Er ist ausführlich von v. WETTSTEIN (1898) und KLEINSCHMIDT (1926) geschildert worden. Bei den Kommiskuen, deren Konvivien diesen Forschern an erster Stelle auffielen, ist das bewohnte Gebiet in an einander grenzende Teile verteilbar, welche jede für sich von einem einzigen Kommiskuum bewohnt werden. Die Konvivien sind so deutlich, dass der Systematiker sie ebensogut wie die Kommiskuen als Arten beschreiben könnte, wenn man nicht in den Grenzgebieten Zwischenformen fände und in Kultur durch Bastardierung die Grenzen völlig verwischt würden. v. WETTSTEIN, welcher in den Konvivien die künftigen Arten sieht,

zögert denn auch nicht sie als wirkliche Arten aufzuführen, während KLEINSCHMIDT, welcher einen anderen Einblick in die Polymorphie der Arten hat, mit Recht Beschwerde gegen ein derartiges Verfahren erhebt. (Vgl. auch § 11.)

Bei unseren Betrachtungen haben wir uns, wie auch v. WETTSTEIN und KLEINSCHMIDT es taten, auf die Pflanzen und Tiere beschränkt, welche durch Getrenntgeschlechtlichkeit oder Selbststerilität fortwährender Bastardierung unterworfen waren, überdies eine kurze Lebensperiode hatten und sich nicht ungeschlechtlich fortpflanzen konnten (bei v. WETTSTEIN *Gentiana* und *Euphrasia*, bei KLEINSCHMIDT Vögel und Schmetterlinge), und dies ist gewissermassen billig, nicht nur weil derartige Lebewesen bei weitem in der Mehrzahl sind, aber auch weil man, nachdem man den Zustand bei diesen einmal begriffen hat, selbst zur Erklärung des Zustandes bei anderen Lebewesen kommen kann. Ich will über die letzteren einige Bemerkungen machen.

Wenn ein Lebewesen instande ist sichselbst zu befruchten, so ist es an erster Stelle möglich, dass zwei Konviven desselben Kommiskums unter gleichen Umständen und nebeneinander leben können, ohne sich mit einander zu vermischen, und ist es also umgekehrt auch unrichtig, aus das Nebeneinanderleben auf die Zugehörigkeit zu verschiedenen Kommiskuen zu schliessen. In diesem Fall ist es auch nicht mehr Regel, dass die Konviven desselben Kommiskums aneinander grenzende Gebiete bewohnen. Am schwierigsten zu begreifen wird der Zustand bei Lebewesen, die sich bald wohl, bald nicht selbst befruchten, oder wenn von sehr ähnlichen, aber doch verschiedenen Kommiskuen das eine aus Selbstbefruchter besteht, das andere nicht. Einen derartigen Zustand traf ich beim Studium der europäischen Arten der Gattung *Polygonum* an, bei welchen Selbstbefruchtung zwar Regel, Bastardierung jedoch, auch zwischen verschiedenen Kommiskuen, gar keine Seltenheit ist.

Wenn bei einem Lebewesen die geschlechtliche Fortpflanzung sehr langsam vor sich geht, wenn z.B. die Lebensperiode sehr lang ist, so kann gleichfalls ein Bild entstehen, dass schwierig zu deuten ist. Der Zustand, welcher bei schnell sich fortpflanzenden Lebewesen deutlich als Uebergangszustand zu erkennen ist, nämlich dass zwei Konviven erst kürzere Zeit neben einander in demselben Gebiet vorkommen und noch nicht Gelegenheit gehabt haben sich mit einander zu ver-

mischen, wird bei jenen scheinbar stationär. Man hat dann zu bedenken, dass solche Lebewesen, auch wenn sie z.B. schon 50 oder mehr Jahre nebeneinander leben, noch kaum Gelegenheit gehabt haben, eine erste Bastardgeneration zu bilden, dass es also noch eine sehr viel längere Zeit dauern wird, bevor die unvermischte Konviven für weitere Bastardgenerationen Platz gemacht haben.

Ein Trugbild bieten auch Lebewesen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung dar, besonders wenn die ungeschlechtliche Fortpflanzung den Eindruck macht, geschlechtlich zu sein, z.B. wenn sie geschieht durch vegetativ erzeugte Eier oder Samen. Falls nun neben der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in ganz unmerkbarer Weise auch eine geschlechtliche stattfindet, entsteht ein Bild, dass ohne eingehende Untersuchung unentwirrbar ist (*Hieracium*, *Rosa*).

§ 9. *Ueber einige Ideen HAGEDOORN's aus seinen Buche „The relative value of the processes causing evolution“ und über die Formulierung der Frage nach der „Entstehung der Arten“*

Es ist mir unmöglich in jeder meiner Mitteilungen über den hier besprochenen Gegenstand von allen Schriften anderer, welche meine Gedanken entweder in positiver oder negativer Richtung beeinflusst haben, Rechenschaft zu geben. Hier will ich aber hinweisen auf die grosse Bedeutung, welche die Auseinandersetzungen, welche HAGEDOORN in seinem obengenannten Buche gibt, für mich gehabt haben.

Die Kapitel, welche in Verband stehen mit den vorhergehenden Betrachtungen, sind: „Reduction of variability“ (S. 103—139), „Selection“ (S. 175—194), „Species and varieties“ (S. 195—203), „Evolution in nature and under domestication“ (S. 227—248). Es ist mir unmöglich aus diesen Kapiteln alles zu erörtern, was ich gern bejahen, oder wozu ich einige Bemerkungen machen möchte. Ich muss, nachdem ich nachdrücklich erkläre mich mit dem in den genannten Kapiteln enthaltenen Gedankengang im allgemeinen verëinigen zu können, mich auf die Besprechung einiger Hauptsachen, mit denen ich nicht einverstanden bin, beschränken.

Die genannten Kapitel enthalten eine Besprechung der Polymorphie von Populationen und deren Vermehrung und Verminderung, behandeln also ungefähr denselben Gegenstand wie die vorhergehenden Paragraphen. Die Auseinandersetzungen HAGEDOORN's beabsichtigen eine plausible Vorstellung von der Bildung neuer Arten zu

geben und wer daneben die meinigen liest, wird die Uebereinstimmung vonselbst bemerken.

Das erste Bedenken, welches ich gegen den Betrachtungen HAGEDOORN's hege, betrifft die nicht immer klare Weise, worauf dieser Forscher den Artbegriff anwendet. Was HAGEDOORN eine Art nennt, ist im allgemeinen dasselbe, was ich ein Konvivium nenne. HAGEDOORN ist nun überzeugt, dass sein Artbegriff ziemlich wohl mit dem der meisten Systematiker stimmt; vgl. S. 139, letzten Satz: „Our definition of species, as groups of organisms, so constituted and situated, that they tend, under conditions, which promise to be permanent, to reduce automatically their potential variability, also defines the species of the taxonomists“. Aus den vorhergehenden Betrachtungen ist ersichtlich, dass ich hiermit nicht einverstanden bin. Vielleicht hat die Mehrzahl der Zoologen diesen Artbegriff, die Botaniker huldigen eine Auffassung der Art, welche sich viel mehr des Kommiskiums nähert. HAGEDOORN ist auch nicht ganz konsequent im Gebrauch seines Artbegriffs, denn dann und wann spricht er von Arten in diesem letzteren Sinn, z.B. bei einer Erörterung der Tauben-, Enten- und Kaninchen-Arten S. 236—238. Natürlich kann man hiergegen einwenden, dass die Konvivien zwar keine Kommiskuen, aber die Kommiskuen doch in gewissem Sinne Konvivien sind, und also die Grossspezies auch Arten im Sinne HAGEDOORN's; es bleibt jedoch in meinen Augen unrichtig, wenn man den Artbegriff in denselben Besprechungen bald enger, bald weiter fasst.

Eine andere Vorstellung HAGEDOORN's, mit welcher ich nicht einverstanden bin, ist, dass seine Spezies, also meine Konvivien, konstant seien. Ich habe in meinen Auseinandersetzungen wiederholt und ausführlich darauf hingewiesen, dass Konvivien zwar unter gewissen Umständen konstant genannt werden dürfen, dass sie aber im allgemeinen fortwährender Aenderung unterworfen sind, dass sie fast unaufhörlich migrieren, ihre Zusammenstellung ändern, mit einander verschmelzen, aus den Zusammenfließungen neue Konvivien bilden, und so weiter, und dass dies gerade die Ursache ist, weshalb wir aus der Zusammenstellung der Konvivien nicht auf ihre Herkunft schliessen dürfen. HAGEDOORN erkennt diese fortwährende Veränderlichkeit, zu urteilen nach seinen eigenen Auseinandersetzungen, zwar an, betrachtet sie aber als Ausnahme, während ich sie als Regel betrachte. HAGEDOORN glaubt auch nicht, die günstige bzw. ungünstige

Wirkung bestimmter Erbanlagen werde einen besonders grossen Einfluss auf die Zusammensetzung einer Population ausüben und nimmt an, die Verminderung der potentiellen Variabilität und die Bildung des Types der isolierten Population sei mehr eine Zutallswirkung. Ich meine jedoch dass, wenn es keine Eigenschaften gäbe, welche für die Population mit Hinsicht auf die Fortpflanzung günstig oder ungünstig sind, eine Verminderung der potentiellen Polymorphie trotzdem stattfinden würde, da es aber solche Eigenschaften gibt, diese die Selektion sofort in bestimmter Richtung leiten müssen.

Die letzte Bemerkung, welche ich machen möchte, ist folgende. Obgleich ich im allgemeinen mit der Vorstellung der Entstehung dessen, was HAGEDOORN Arten nennt und was ich bevorzuge Konvivien zu nennen, einstimme, so glaube ich doch, dass damit das grosse Problem der Artbildung noch gar nicht als gelöst betrachtet werden darf. Solange man ja die Art so definiert, dass Bastardierung mit verwandten Arten möglich ist, kann man sich leicht eine Vorstellung machen, wie die potentielle Polymorphie einer Art zunimmt und wie sie wieder abnimmt. Sobald man aber die Frage: Wie entstehen neue Arten? in drei andere Fragen zerlegt: 1. Wie entstehen neue Konvivien? 2. Wie entstehen neue Kommiskuen? und 3. Wie entstehen neue Komparien? so vermeiden wir den Fehler, die Art nach unserm eigenen Bedürfnis nach Erklärung ihrer Entstehung umzubilden. HAGEDOORN hat sich, wie aus Titel und Inhalt seines Buches ersichtlich ist, unter mehr als Aufgabe gestellt, einen Beitrag zur Lösung des Artbildungsproblems zu geben. Doch hat er neben einer sehr bedeutenden Begriffsaufklärung nur einen Beitrag zur Kenntniss der Entstehung der Arten in seinem Sinne, also der Konvivien, gegeben. Dies ist jedoch nicht, was die Biologen meinen, wenn sie fragen, wie Arten entstehen. Diese Frage ist, wie ich oben angegeben habe, in drei andere zu zerlegen, und auf diese drei Fragen können wir nur antworten, dass wir einstweilen von der Entstehungsweise der Konvivien ziemlich viel, von der Entstehungsweise der Kommiskuen sehr wenig, von der der Komparien nichts wissen. Die letztere Frage wird jedoch gelöst sein müssen, bevor wir die immer wieder gestellte Frage, wie neue Arten entstehen können, ohne Umwege beantworten dürfen.

§ 10. *Ueber die Bedeutung der Unterscheidung von Komparien, Kommiskuen und Konviven für die Pflanzen- und Tiergeographie und über einige Ideen TURESSON's*

1925 habe ich zum ersten Mal dargetan, welche ich die Bedeutung einer guten Artbegrenzung für die Pflanzengeographie erachte (DAN-
SER 1925). Weil nun TURESSON 1926 eine Zusammenfassung seiner Gedanken über denselben Gegenstand geschrieben hat und ich darüber noch einige weitere Bemerkungen geben möchte, will ich jetzt ausführlicher auseinandersetzen, warum ich die Unterscheidung von Komparien, Kommiskuen und Konviven, Begriffe welche sich beim Suchen nach einer natürlichen Artbegrenzung entwickelt haben, von so prinzipieller Bedeutung für die Pflanzen- und Tiergeographie erachte.

Die Kenntnis des Vorkommens einzelner Individuen hat für den Pflanzen- oder Tiergeographen sehr geringen Wert. Nur dann, wenn ein Individuum grosse Klone bildet, kann von einer Verbreitung einzelner Individuen die Rede sein und auch dann hat die Besprechung der Verbreitung solcher Klone selten phyto- oder zoogeographische Bedeutung. Der Pflanzen- oder Tiergeograph soll sich also an erster Stelle mit der Verbreitung von Individuengruppen über die Erdoberfläche beschäftigen. So lange nun das Studium dieser Verbreitung nicht anderes als machinale Registrierung ist, braucht man sich nicht zu kümmern, ob die Gruppen von Individuen, deren Verbreitung man registriert, eine natürliche Begrenzung haben oder nicht. Sobald man jedoch nach der Bedeutung der erhaltenen Resultate sucht, muss man sich auch die Frage stellen, welche die Bedeutung der angenommenen und betreffs ihrer Verbreitung studierten Gruppen ist, und zumal, ob diese Bedeutung eine natürliche ist. Im allgemeinen ist man nun von der Auffassung ausgegangen, dass es den Systematikern bei der Begrenzung von Arten, Varietäten, Gattungen, Familien u.s.w. intuitiv auch gelungen ist, grössere und kleinere Zweige des Stammbaums des Pflanzen- und Tierreichs zu unterscheiden. Sicherlich ist in einzelnen Fällen dann und wann Zweifel an die Richtigkeit der Auffassung aufgekomen, ob gewisse Gruppen der Systematik solche Zweige des Stammbaums seien, im allgemeinen jedoch haben die Pflanzen- und Tiergeographen ein grosses Vertrauen in die Intuition der Systematiker gezeigt und die Möglichkeit der prinzipiellen Unrichtigkeit dieser Auffassung selten berührt.

Nun lehrt uns aber eine genaue Betrachtung der Komparien, Kom-

miskuen und Konviven und des Zusammenhangs zwischen diesen und den von den Systematikern unterschiedenen Gruppen, dass wir nicht die geringste Sicherheit haben, dass die natürlichen Gruppen der Systematiker auch Zweige des Stammbaums sind. Natürliche Gruppen sind nichts anderes als Gruppen von durch grössere Aehnlichkeit zusammenhörenden Individuen, welche mit den nächsten Verwandten nicht durch eine kontinuierliche Reihe Zwischenformen verbunden sind, und es ist nur eine Hypothese, dass diese gruppenweise Aehnlichkeit und die Existenz von Hiaten in den Aehnlichkeitsreihen durch den phylogenetischen Zusammenhang verursacht seien. Ich weiss ganz gut, wie die Ueberzeugung, dass die natürlichen Gruppen auch Zweige des Stammbaums seien, so fest im Gemüt der meisten Biologen gewurzelt ist, dass sie gerne die historische Folge der Tatsachen umkehren wollen und, falls sie wussten, dass eine Gruppe nicht ein Zweig des Stammbaums wäre, diese nicht als natürlich betrachten würden. Wer sich aber von der historischen Folge der Tatsachen Rechenschaft gibt, wird einsehen, dass der Begriff „natürliche Gruppe“ schon lange da war, bevor der Gedanke an eine Phylognese bei den Biologen aufgekommen war.

Weil ich bemerkt habe, wie schwierig sich Biologen im allgemeinen von diesem Vorurteil losmachen und sich dieser Frage unparteiisch gegenüberstellen können, möchte ich meine Meinung mittels eines Bildes verdeutlichen.

Vergleichen wir eine Menge trocknen Reis mit einem Reisbrei und einem Reismehlbrei. Der trockne Reis fällt so ganz von selbst in Körner auseinander, dass die natürlichste Verteilung die in einzelne Körner ist. Jede andere Verteilung, der Menge Reis ist weniger selbstredend. Weiteres Ordnen der Reiskörner ist immer mehr oder weniger willkürlich, weil uns der Masstab dazu nicht vom natürlichen Zustand des Reis gegeben wird, sondern wir selber uns ihn stellen müssen. Auch beim Reisbrei ist die Verteilung in Körner noch die natürlichste, obgleich hier die Grenze zwischen den Körnern schon weit weniger deutlich ist. Beim Reismehlbrei wird die Zerlegung in Teile, welche je mit einem Reiskorn übereinstimmen, ganz imaginär. Fügen wir aber am Reisbrei einen Stoff hinzu, welche das Zusammenklumpen des Breis zu ziemlich gleichen Massen verursacht, so wird eine ganz natürliche Verteilung der Breimasse in diese Teile möglich.

Untersuchen wir, nachdem wir in verschiedenen Fällen die even-

tuelle Möglichkeit einer natürlichen Verteilung der Reismasse festgestellt haben, welche die Ursache dieser Möglichkeit ist, so finden wir im Fall des trocknen Reis und des Reismehls eine genetische Ursache. Wir finden nämlich, dass die Körner gesondert entstanden sind, später zusammengefügt sind und bis zum Augenblick, dass wir eine natürliche Verteilung der Totalmasse suchten, völlig deutlich zu unterscheiden waren. Wir brauchen nicht eine genetische Ursache anzunehmen um zur Erklärung zu kommen, wie wir es beim Studium des Pflanzen- und Tierreichs zu tun genötigt sind, nein, wir wissen die genetische Ursache mit grosser Gewissheit, weil wir die Geschichte des Reis kennen. Für die Möglichkeit, den Reismehlsbrei in Klümpen zu verteilen, finden wir aber keine genetische Ursache. Trotzdem würde es unrichtig sein unsere Aussprache, dass wir eine natürliche Einteilung gefunden haben, zu widerrufen. Wir brauchen bloss zu sagen, dass die Möglichkeit der natürlichen Einteilung sowohl beim zusammengeklümperten Reismehlsbrei als beim trocknen Reis und beim Reismehl vorhanden war, dass wir aber für den ersten Fall nur eine mechanische Ursache, für die anderen überdies eine genetische Ursache finden können.

Die Einteilung des Pflanzen- und Tierreichs beruhte immer und beruht noch auf einem mechanischen Prinzip. Das Reich der Lebewesen ist nicht homogen und dies macht eine Verteilung in natürliche Gruppen möglich. Ich will nicht den Eindruck erwecken, dass ich die Möglichkeit einer natürlichen Einteilung von der Phylogenese unabhängig erachte; aber es sind neben der Phylogenese gewiss noch andere, gleichfalls natürliche Ursachen derselben Erscheinung vorhanden und es ist darum unrichtig, nur den Gruppen, welchen wir uns als monophyletisch entstanden *vorstellen können*, das Epitheton „natürlich“ zuzukennen.

Die Betrachtung der wirklichen Natur der Konviven lehrt uns, dass diese natürlichen Gruppen gewiss nicht als Zweige des Stammbaums betrachtet werden dürfen. Alle noch so verschiedene Formen können zu einem einzigen homogenen Konvivium zusammenfliessen, wenn sie nur zu demselben Kommiskuum gehören. Diese homogene, polymorphe, polyphyletische Masse kann unter gewissen Umständen sich in verschiedene Konviven differenzieren, diese können jedoch später wieder zusammenfliessen und unter anderen Umständen sich wieder in andere Konviven differenzieren.

Dasselbe kann von verschiedenen Kommiskuen eines Kompariums nicht gesagt werden. Zwei Kommiskuen, welche dasselbe Gebiet bewohnen, werden sich in der Regel nicht nur nicht vermischen, sondern betreffs der Fortpflanzung sich sogar nicht oder kaum beeinflussen. Und für verschiedene Komparien gilt diese Betrachtungsweise gewiss gar nicht. Die Vergleichung der Verbreitungen verschiedener Konviven eines Kommiskuums wird ganz andere Resultate ergeben als die verschiedener Kommiskuen desselben Kompariums und wieder andere als die verschiedener Komparien. Der Pflanzen- oder Tiergeograph, welche sich hiervon keine Rechenschaft gibt, wird bei der Erklärung mancher Erscheinungen gewiss irregeführt werden. Es ist darum um so bewundernswerter, wie v. WETTSTEIN schon 1898, in einer Zeit, worin die Klein- und Grosspezies als nur relativ verschieden betrachtet wurden, einsah, wie nichtssagend Verbreitungskarten mit einer grossen Anzahl eingezeichneter Verbreitungsgrenzen sind, wenn man sich von der natürlichen Zusammenhang der fraglichen Arten keine Rechenschaft gibt.

TURESSON weist in seiner zitierten Mitteilung (1926) darauf hin, dass man innerhalb jeder weit verbreiteten Art Rassen unterscheiden kann und dass zwischen diesen Rassen und den edaphischen und klimatischen Faktoren, welchen sie ausgestellt sind, einen Zusammenhang aufzuweisen ist. Dies an sich ist nichts Neues, wie die zitierten Theorien v. WETTSTEIN's und KLEINSCHMIDT's genügend beweisen. Es ist aber TURESSON's Verdienst dies nochmals durch Kulturversuche gezeigt, eine Erklärung dafür gegeben und auf die Bedeutung für die Pflanzengeographie hingewiesen zu haben. TURESSON nimmt — m.E. mit Recht — an, dass die Rassen, über welche er redet, ihre Existenz der isolierenden und selektierenden Wirkung der klimatischen und edaphischen Faktoren verdanken. Das Studium dieses Zusammenhanges, welches nach seiner Meinung eine der Aufgaben des Pflanzengeographen ist, nennt er Rassenökologie oder Genökologie. Eine merkwürdige Tatsache, welche durch TURESSON's Kulturversuche dargetan wird, ist, dass im Felde oft keinen Unterschied zwischen Modifikationen und durch denselben Umständen verursachten Rassen zu sehen ist. Der Unterschied kommt aber bei vergleichender Kultur sofort ans Licht.

TURESSON schlägt nun vor, die durch ökologische Faktoren ent-

standenen Rassen „Oekotypen“ zu nennen. Ich erlaube mich das folgende zu zitieren (S. 32—35):

„Ich habe diese Biotypengruppen als *Oekotypen* bezeichnet und verstehe also darunter je eine Gruppe nahe verwandter Biotypen, die an einem gewissen Standort aus der heterogenen Artpopulation durch die sortierende und kontrollierende Wirkung der am Standorte herrschenden ökologischen Faktoren ausdifferenziert wurde. Die Ursache, weshalb eine Art häufig und weit verbreitet ist, beruht wahrscheinlich darauf, dass sie dank ihrer Biotypenmannigfaltigkeit für eine Menge verschiedener Standorte Oekotypen ausdifferenziert hat, und dass eine Art selten ist, beruht in den meisten Fällen darauf, dass die Biotypenzahl begrenzt ist und als Folge davon auch die Oekotypenzahl. Dass die Häufigkeit oder Seltenheit einer Art darauf beruhen sollte, dass die Biotypen das mehr oder weniger ausgeprägte Vermögen besitzen, sich an die verschiedenen Standorte modifikativ anzupassen, ist, nach allem zu urteilen, fehlerhaft. Die Natur betritt nicht den Modifikationsweg, wenn sie eine Art oder Form neues Land in Besitz nehmen lässt. Sie wählt anstatt dessen die für die verschiedenen Lokale geeigneten Biotypen aus und existieren keine solchen, so nimmt sie sich nicht die Mühe, solche langsam „aufzuziehen“. Der Lamarckismus ist — wenigstens als Arbeitshypothese — unhaltbar. Ebenso wenig wie wir eine einzige Sorte einer Kulturpflanze nennen können, die durch lamarckistische Akklimatisierung entstanden ist — und übrigens auch nicht auf dem Mutationswege —, ebenso unwahrscheinlich ist es, dass ein einziger Oekotypus auf diesem oder jenem Wege zustande gekommen ist. In diesem Punkte zeigt die praktische Pflanzenzüchtung und die Rassenökologie vollständige Uebereinstimmung. Ich kann in Bezug auf diese nicht weiter auf Einzelheiten eingehen, sondern erlaube mir auf bisher von mir Veröfentlichtes zu verweisen.

Gleich unverkennbar ist es, dass unsere Auffassung der Art und Varietät, die noch in grosser Ausdehnung an von Linné und Lamarck Ererbtem zehrt, in wesentlichen Punkten modifiziert werden muss. Die Annahme eines Haupttypus, dem Einheiten von niedrigerem Rang untergeordnet werden, ist offenbar unhaltbar. Die Linnésche Art bildet ja anstatt dessen sozusagen eine einzige

grosse Kreuzungsfamilie, deren Mitglieder durch die äusseren Faktoren sekundär in koordinierte Oekotypen von oft sehr verschiedenem morphologischem Aussehen gruppiert wurden. Das Artproblem wird deshalb ein in hohem Grade ökologisches Problem. Der von der traditionellen Systematik abweichende Gesichtspunkt, den der Rassenökolog an die Art anlegt, bringt auch mit sich, dass die Einheiten, die letzterer aufstellt, oft nicht mit den Einheiten des ersteren zusammenfallen. Für den Rassenökologen ist es leicht erklärbar, weshalb eine Linnésche Art, z.B. *Silena venosa* oder *Scabiosa columbaria* oder was für eine Art immer im Tiefland durch einen Typus vertreten ist, in der alpinen Region durch einen anderen, in extrem kontinentalem Klima durch einen dritten usw.; diese deshalb aber als Arten aufzustellen, fällt ihm schwerlich ein. Vom rassenökologischen Gesichtspunkt würde dies bedeuten, die Bausteine eines Gebäudes für das Gebäude selbst zu nehmen. Diese morphologisch oft scharf abgegrenzten Rassen oder Oekotypen, wie ich zu sagen vorziehe, sollen auseinandergehalten werden, doch darf der Zusammenhang zwischen ihnen nicht ausser Sicht geraten. Hier ist es, wo der Linnésche Artbegriff seine grosse Berechtigung besitzt."

Man sieht, dass TURESSON hauptsächlich dasselbe sagt wie ich, und zwar Folgendes: Rassen sind keine Arten niedrigeren Ranges; die Unterscheidung der Linnéschen Grossspezies ist prinzipiell etwas anderes als die der Rassen innerhalb der Grossspezies. Ich habe schon in einer früheren Mitteilung den Ausdruck Kommiskuum vorgeschlagen für den Begriff, welcher der Linnéschen Art seinen theoretischen Wert gibt und ich habe hier den Ausdruck Konvivium gegeben als allgemeinen Ausdruck für dasjenige, was man gemeinlich Rassen nennt, um alle Begriffsverwirrung zu vermeiden.

Die Frage ist nun, ob es sich nicht empfehle, den Ausdruck Konvivium für den Ausdruck Oekotypus aufzugeben. Dies kommt mir jedoch nicht erwünscht vor. Oekotypen sind gewiss Konvivien, aber nicht alle Konvivien sind Oekotypen. Der Begriff Konvivium ist viel weiter gefasst, wie aus einer Vergleichung der Definitionen ersichtlich ist. Oekotypen sind Konvivien, welche ökologischen Ursachen ihre Entstehung verdanken.

Beim oben Zitierten will ich noch darauf hinweisen, wie TURESSON es als selbstverständlich erachtet, dass Rassen nicht mit Arten auf eine

Linie gestellt werden dürfen, während die Begriffe Art und Rasse für die meisten Zoologen, für die Botaniker der Schule WETTSTEIN's und für die meisten Genetiker fast dasselbe oder doch nur graduell verschiedene Begriffe bedeuten. Weiter möchte ich bemerken, dass TURESSON gewiss übertreibt, wenn er den Modifikationen alle Bedeutung für das Besiedeln neuer Länder abspricht. Ich will hier nur zurückweisen auf meine vorhergehenden Auseinandersetzungen, in welchen ich erörtert habe, dass je leichter eine Pflanze modifizierbar ist, um so geringer die selektive Wirkung der Umstände und die Bildung von Konviven ist. Man denke z.B. an das äusserst modifizierbare *Polygonum amphibium*, welches gewiss ohne erst ausselektiert zu werden (die relative Seltenheit der generativen Fortpflanzung bei dieser Pflanze macht dies auch sehr schwierig) stark verschiedene Länder zu besiedeln imstande ist.

Schliesslich möchte ich mittels des folgenden Zitats auf die Uebereinstimmung der Betrachtungen TURESSON's mit denen HAGEDOORN's und den meinigen hinweisen, soweit es die Weise betrifft, auf welche man sich die Bildung verschieden zusammengesetzter Populationen aus einer einzigen polymorphen vorzustellen hat. Wir lesen auf Seite 37:

„Bei meinen vergleichenden Untersuchungen über die hochalpine Oekotypengruppe, o e c t. a l p i n u s, der Alpen und von Skandinavien hat es sich gezeigt, dass wir in Skandinavien innerhalb gewisser Arten, z.B. *Melandrium rubrum*, *Rumex acetosa* und *Geum rivale*, einen hochalpinen Oekotypus ausdifferenziert finden, den wir in der regio alpina der Alpen nicht antreffen, trotzdem dass diese Arten dort bis in die subalpine Region hinauf vorkommen. Und umgekehrt besitzen die Alpen alpine Typen gewisser Arten, z.B. *Silene venosa* und *Scabiosa columbaria*, die in den Gebirgsgegenden Skandinaviens nicht vorkommen, trotzdem dass wir diese bei uns allgemein im Tiefland antreffen. Diese Eigentümlichkeiten erhalten ihre Erklärung dadurch, wenn wir uns daran erinnern, dass eine Artpopulation, die sich von Norden nach Süden oder umgekehrt verbreitet, eine Anzahl verschiedener Klimazonen durchwandert und hierbei eine Anzahl von Oekotypen ausdifferenziert. Diese allmähliche Veränderung einer Art von Norden nach Süden oder umgekehrt bringt es indessen auch mit sich, dass s u k z e s s i v E r b e i n h e i t e n verloren werden. Die sortierende und kontrollierende Wir-

kung der ökologischen Faktoren auf die wandernde Population führt zu einer Elimination nicht konkurrenzkräftiger Biotypen. Mit dieser Biotypenelimination folgt aber auch eine Elimination von Erbinheiten und als Resultat erhalten wir eine ganz verschiedene genotypische Zusammensetzung, das will also sagen, eine ganz andere Biotypenzusammensetzung der Artpopulation im Norden und im Süden. Die Ursache, weshalb der alpine Oekotypus von z.B. *Rumex acetosa* in der *regio alpina* der Alpen nicht realisiert werden kann, beruht bei einer von Norden nach Süden angenommenen Verbreitung also wahrscheinlich darauf, dass die *acetosa*-Population auf ihrem Wege nach Süden ganz einfach jene Erbinheiten verloren hat, die zur Bildung des alpinen Oekotypus erforderlich sind."

Es ist klar, dass diese Vorstellung, welche zuerst von HAGEDOORN gegeben worden ist, welche ich in verschiedener Hinsicht und in anderer Richtung ausgearbeitet habe und die wir hier wieder bei TURESSON zurückfinden, nämlich, dass bei der Bildung jedes neuen Konviviums etwas von der Polymorphie der Population verloren geht, in geradem Widerspruch steht mit der Vorstellung v. WETTSTEIN's, welcher annahm, dass bei der Bildung jeder neuen geographischen Art etwas gewonnen wurde, bis schliesslich die Vermischbarkeit mit dem Typus, womit die Bildung von geographischen Arten anfang, verloren ging.

§ 11. Einige Bemerkungen über KLEINSCHMIDT's Formenkreislehre

1926 hat KLEINSCHMIDT in seiner Formenkreislehre eine Zusammenfassung seiner Ideen gegeben, welche von ihm seit 27 Jahre in verschiedenen, zum Teil schwierig zugänglichen Zeitschriften publiziert worden waren. Der Begriff Formenkreis steht dem Begriff Kommiskuum so nahe, dass ich nicht unterlassen will auf die Formenkreislehre, welche im allgemeinen wenig bekannt zu sein scheint, die Aufmerksamkeit zu richten und einige Punkte zu erörtern, in welchen die Gedanken KLEINSCHMIDT's mit den in den vorhergehenden Paragraphen verkündigten übereinstimmen oder von denselben abweichen.

Der Hauptgedanke KLEINSCHMIDT's ist, dass das Reich der Lebewesen in vollkommen natürlicher Weise in Arten verteilt werden kann, welche er in seinem Buche mit dem Namen Formenkreis zu bezeichnen bevorzugt, und dass die Formenkreise die einzigen Grup-

pen der Systematik sind, deren Grenzen nicht willkürlich sind. Er bekämpft damit die in der Zoologie noch mehr als in der Botanik verbreitete Gewohnheit, die Arten immer kleiner zu nehmen und den in dieser Weise erhaltenen Kleinspezies denselben theoretischen Wert als den altmodischen Grosspezies beizumessen. In verschiedenen Zweigen der Zoologie ist man schon so weit gekommen, dass man jede noch so wenig abweichende örtliche Form als Art auffasst. Die Unterscheidung örtlicher Formen bekämpft KLEINSCHMIDT natürlich nicht, nur tadelt er das Verkennen der früheren Grosspezies, welche eine viel natürlichere Umgrenzung hatten. Er will an erster Stelle zur Unterscheidung der Grosspezies zurückkehren und den innerhalb dieser zu unterscheidenden Formen eine geringere Bedeutung beimessen. Mit Recht tadelt er auch den Missbrauch, die Arten so klein zu fassen, dass schliesslich das Erklären des Ursprunges neuer Arten immer leichter wird, um dann einfach zu behaupten, das Entstehen grösserer Gruppen gehe in ganz analoger Weise vor sich. Gerade dadurch, dass er darauf aufmerksam macht, die alten Grosspezies seien dasjenige, was er Formenkreise nennt und dass er zeigt, die Entstehung der Formenkreise sei keineswegs erklärt, ruft er den phylogenetischen Fantasien einen Halt zu.

Der Hauptgedankengang der Formenkreislehre ist auch ganz der meinige. Dies hat mich darum so getroffen, weil die Ideen KLEINSCHMIDT's mir erst bekannt wurden, als der Buitenzorger Zoologe Herr SIEBERS mich nach meiner Mitteilung auf dem im September 1926 in Weltevreden gehaltenen Kongresse (DANSER 1927) auf das in demselben Jahr erschienene Buch KLEINSCHMIDT's aufmerksam machte.

Es sei bemerkt, dass KLEINSCHMIDT nicht gerade auf den Ausdruck Formenkreis besteht. Er sagt auf S. 29: „Völlig gleichbedeutend unter sich sind in meinen Schriften die Worte: *F o r m e n k r e i s*, *Realgattung*, *wirkliche Art*, *natürliche Art*, *anatomische Art*, *Urart*, *Formenring*, *Lebensring*, *Rassenkomplex*, *species naturalis*, *orbis formarum*, *origo*“. Dies ist wahrscheinlich gerade eine der Ursachen, weshalb die Formenkreislehre so wenig Eingang gefunden hat, denn je mehr Namen für denselben Begriff, um so mehr Verwirrung. Dass ich den Namen Kommiskuum nicht aufhebe für den Ausdruck Formenkreis, hat mehrere Gründe: erstens weil der Ausdruck Formenkreis besonders wenig geeignet ist um in andere Sprache

übernommen zu werden; zweitens, weil die Begriffe Formenkreis und Kommiskuum nicht völlig gleich sind; drittens, weil der Begriff Formenkreis nicht genügend scharf definiert ist; und viertens, weil der Name Formenkreis sehr oft für andere, ganz verschiedene Begriffe gebraucht wird. Wer KLEINSCHMIDT's Begriff Formenkreis und meinen Begriff Kommiskuum einander gleichstellt, beweist damit weder KLEINSCHMIDT noch mir einen Dienst.

Der Unterschied zwischen den Begriffen Formenkreis und Kommiskuum ist gerade darum so schwierig anzugeben, weil KLEINSCHMIDT seinen Begriff nirgends scharf definiert hat. Ich will darum damit anfangen einige Zitate aus der Formenkreislehre zu geben, welche KLEINSCHMIDT's Meinung genugsam verdeutlichen.

Wir lesen auf S. 18 und 19:

„Der systematische Teil der Formenkreislehre besteht also hauptsächlich in der Verminderung der Artnamen. Ihr System wird zuletzt einem Walde gleichen, der bis auf einzelne starke Stämme ausgeholzt ist. Diese lassen sich dann leicht übersehen. Sie sind die wirklichen, die eigentlichen Arten, die Formenkreise. Damit nun dieser Arbeit des Auslichtens, des Degradierens von Arten zu Rassen in sachgerechter Weise vor sich geht, muss man sich den Begriff des geographischen Vertreters recht deutlich machen. Es gehört zu ihm zweierlei, nämlich erstens, dass sich zwei Lebewesen geographisch ausschliessen und zweitens, dass sie einander ersetzen.

Drei Beispiele mögen dies erläutern.

In Westdeutschland findet man die Rabenkrähe, in Ostdeutschland die Nebelkrähe als Brutvogel. Die Grenze liegt in der Nähe der Elbe. Die Brutgebiete schliessen sich geographisch aus. Die eine Form ersetzt die andere vollkommen. Obschon beide in vielen Lehrbüchern als verschiedene Arten aufgezählt werden, sind beide, der graue Ost-Elbier und der schwarze West-Elbier, nur Rassen, gleichsam Maskeraden desselben Formenkreises. Sie vertreten sich geographisch.

Ein weisser Bussard, der von einem Paar abgeschossen wird, wird in der Regel durch einem dunkleren Gatten ersetzt werden, weil die dunkleren Tiere häufiger sind, ein schwarzkehliges Männchen des Mittelmeersteinschmätzers (*Saxicola Meridionalis*) vielleicht durch ein weisskehliges. In beiden Fällen schliessen

die hellen und die dunklen Vögel sich nicht geographisch aus. Hier sind deshalb die hellen und die dunklen Vögel nur Spielarten. Bei den Krähen kommt Ersatz eines abgeschossenen Gatten durch ein Stück der andern Form nur längs der Verbreitungsgrenze vor. Spielarten vertreten also einander, aber nicht geographisch.

Ein Hering und ein Zebra schliessen sich geographisch aus. Dieses lebt auf dem afrikanischen Festlande, jener im Nordmeer. Sie ersetzen sich aber gegenseitig nicht in dem Sinn, wie dies verschiedene Heringrassen unter sich und verschiedene Zebrarassen unter sich tun. Verschiedene Formenkreise können also (wie es sonst die Rassen tun) verschiedene geographische Gebiete bewohnen, aber sie vertreten sich nicht als gleichartige, gleichwertige Wesen.

Dadurch, dass die Formenkreislehre, wie gesagt, alle Arten zu Rassen degradiert, die nicht wirkliche Arten sind, bleiben zuletzt nur noch Formenkreise an der Stelle übrig, die früher die Arten einnahmen. Man nennt deshalb die Formenkreise auch wirkliche oder natürliche Arten oder Realgattungen (real = wirklich, Gattung = was sich gattet = Art im Sinn des Volksmundes, nicht in dem der wissenschaftlichen Katalogisierung)."

S. 28—29: „Formenkreis ist dagegen ein der Natur abge-
lauschter und in der Natur selbst abgelesener wirklich (real) vorhandener Zusammenhang von oft recht verschiedener Gruppen (Rassen) von Einzelwesen (Individuen), die innerhalb der Rasse gleich sind, oder doch nur nach Alter, Jahreszeit, Geschlecht und individuellem Spielen variieren."

S. 89, Fussnote: „Es kann nicht oft genug wiederholt werden: Noch so verschiedene Tiere, die sich geographisch ersetzen und ausschliessen, sind Rassen (= Masken desselben Wesens). Noch so ähnliche Tiere, die denselben geographischen Raum als Heimat bewohnen, sind (falls sie nicht bloss Spielarten darstellen) Formenkreise. Der Begriff Formenkreis ist nicht mehr der Willkür beliebig weiterer oder engerer Fassung überlassen."

S. 90: „Die Stammgemeinschaft gibt dem Formenkreis konkreten Inhalt, während er als systematisches Gebilde eine Abstraktion wäre."

S. 45, über *Pieris brassicae*, *P. rapae*, *P. napi*: „Unsere drei gemeinen Weisslinge aber schliessen sich gegenseitig nicht geographisch aus, sie flattern gemeinsam über demselben Gemüsebeet und sitzen

nebeneinander auf derselben Blumengruppe. Sie erweisen sich dadurch als verschiedene Formenkreise, die sich nicht unter einander paaren."

S. 45—46: „Der Feldsperling *Passer montanus*, . . . brütet zuweilen, wie der Haussperling *Passer domesticus*, in Mauerlöchern, sogar dicht neben diesem, ohne dass sich beide um einander kümmern. Beide Sperlinge sind ganz verschiedene Formenkreise mit ganz verschiedener Verbreitung und Rassenbildung."

S. 57: „In Japan und Südasien leben neben dem *Jagdfasan* andere Fasanenformenkreise, die keine Verwandtschaft mit ihm haben, z.B. der *Sömmeringsfasan* in Japan, der *Goldfasan* in China. Hier zeigt sich wieder recht deutlich die Regel: Formenkreise können ungetrennt nebeneinander leben, Rassen schliessen sich geographisch aus. Wird durch den Menschen die geographische Trennung aufgehoben, wie es durch die . . . erfolgte Einbürgerung verschiedener Rassen in Europa geschah, so vermischen sich die kaukasische (bzw. kolchische) und die chinesische Rasse (der Ringfasan) trotz des sicherlich ungeheuren Zeitraumes ihrer Trennung. Die andern Fasanenformenkreise liefern zwar auch nicht selten mit *colchicus* Bastarde, aber das Unnatürliche dieser Verbindung liegt auf der Hand. Eine Mischform lässt sich aus diesen Bastarden nicht züchten, so wenig wie man Maultiere aus Maultieren weiterzüchten kann."

S. 120: „Der Mensch ist ein nach aussen hin deutlich abgegrenzter *Formenkreis* neben dem Formenkreis des Schimpanzen, des Gorilla usw."

S. 78, Fussnote: „Die *Serodiagnose* und *Bastardierungsversuche* dürfen hier als willkommene Helfer nicht ganz unerwähnt bleiben. Ich sehe aber in ihnen, wie schon eingangs angedeutet, lediglich Hilfsmittel, morphologische Ähnlichkeit festzustellen, die das Auge eines geübten Systematikers, besonders, wenn es durch Formenkreisstudium geschult ist, noch besser erkennt."

Aus dem ersten Zitat ist schon ersichtlich, wie nahe der Begriff Formenkreis dem Begriff Kommiskuum steht. Zwei Formen desselben Formenkreises müssen einander geographisch ausschliessen und einander ersetzen können. Aber auch zwei Konviven desselben Kommiskuum schliessen einander in der Regel geographisch aus und können einander ersetzen. Wenn zwei Formen, welche zu demselben

Kommiskuum gehören, einander nicht geographisch ausschliessen würden, so würden sie sich mit einander vermischen und nicht mehr unterscheidbare Formen bleiben im Sinne KLEINSCHMIDT's. Wir haben schon gesehen, dass dies für Selbstbefruchter nicht immer zutrifft in dem Sinn, dass je ausgesprochener Selbstbefruchter eine Pflanze oder ein Tier ist, um so länger es dauert, bis nicht geographisch getrennte Formen sich mit einander vermischen. KLEINSCHMIDT gründet seine Theorie auf die Beobachtung von Vögeln und Schmetterlingen, bei welchen Selbstbefruchtung nicht vorkommt. Ein Botaniker, welcher bei seinen Betrachtungen über die Vielförmigkeit der Arten von der Beobachtung von Phanerogamen ausgeht, wird schwerlich zu dem Standpunkt KLEINSCHMIDT's kommen.

Bei unsern Betrachtungen über die Weisen in welchen Konviven entstehen können, haben wir gesehen, dass geographische Trennung in der Regel der Konvivenbildung vorausgeht. Auch in dieser Hinsicht ist die Theorie KLEINSCHMIDT's nicht vollständig. Denn Saison-dimorphismus und Rassen (Konviven), welche auf verschiedener Höhe im Gebirge leben, kommen bei den Vögeln nicht vor und haben, wenn sie bei den Schmetterlingen auch vorkommen, KLEINSCHMIDT sicherlich nicht vor der Seele gestanden. Dass Formen, welche zu demselben Kommiskuum gehören, einander ersetzen können, folgt aus der Definition des Begriffes Kommiskuum. Zwar fördert diese Definition nicht einmal streng, dass alle Formen desselben Kommiskuum's einander ersetzen können, aber diese Beschränkung betrifft fast nur die Exemplare verschiedenen Geschlechts. Dass verschiedene Konviven desselben Kommiskuum's einander nicht ersetzen können, ist nach der Definition des Kommiskuum's möglich, kommt jedoch sowohl bei Pflanzen als bei Tieren sehr selten vor. Auch hier stimmen also die Definitionen von Formenkreis und Kommiskuum nicht ganz, obgleich mit beiden wohl wesentlich dasselbe gemeint ist.

Dass Nebelkrähe und Rabenkrähe, welche als Beispiele von Rassen desselben Formenkreises gegeben werden, gleichfalls Beispiele von Konviven desselben Kommiskuum's sind, ist dem Leser wahrscheinlich ohne weitere Auseinandersetzung klar. Gleichfalls, dass ein weisser und ein dunkler Bussard, oder ein schwarzkehliges und ein weisskehliges Männchen des Mittelmeersteinschmätzers zu demselben Kommiskuum gehören. Diese Formen schliessen sich, wie KLEINSCHMIDT bemerkt, nicht geographisch aus, und dies bedeutet für uns,

dass sie nicht zu verschiedenen Konviven gehören. Weiter ist aus dem Namen Realgattung als Synonym für Formenkreis mit der Erklärung: „real = wirklich, Gattung = was sich gattet“, ersichtlich, dass Formenkreis und Kommiskuum der Hauptsache nach übereinstimmen.

Merkwürdig ist, wie KLEINSCHMIDT über die Unterschiede der Individuen innerhalb der Konviven (Rassen) denkt. Er nennt sie „blosse Spielarten“. Die Individuen innerhalb der Rassen variieren nach seiner Auffassung nur „nach Alter, Jahreszeit, Geschlecht und individuellen Spielen“. Er meint hiermit vielleicht, dass er diese Unterschiede mit den Modifikationen auf eine Linie stellt, aber jedenfalls betrachtet er die Rassenunterschiede als von den individuellen Unterschieden prinzipiell verschieden. Nun wissen wir aus der Erblchkeitslehre genugsam, dass dies unrichtig ist. Die individuellen Unterschiede sind in Wesen den Rassenunterschieden und nicht den Modifikationen gleich.

Bastarde zwischen Formenkreisen nennt KLEINSCHMIDT „unnatürlich“. Er drückt damit nichts anderes aus, als dass sie nicht passen zu seiner Einsicht in die natürliche Gruppierung der Individuen. Denn obgleich KLEINSCHMIDT die Evolution der Pflanzen- und Tierwelt nicht leugnet, sieht er doch in den Formenkreisen gesondert erschaffene Stämme und betrachtet er die Nichtvermischbarkeit der Formenkreise als Folge ihrer Herkunft und nicht die Trennbarkeit als Folge der Nichtvermischbarkeit. Zwar spricht KLEINSCHMIDT sich über die Schöpfung der Formenkreise nicht so scharf aus als LINNÉ es über die der Arten tat, aber die Vorstellung von den gesondert erschaffenen Arten ist bei KLEINSCHMIDT noch nicht völlig verschwunden. KLEINSCHMIDT nennt denn auch nirgends Beispiele von Arten, welche zu deutlich getrennt sind, um Rassen, aber zu undeutlich um Formenkreise genannt zu werden. Die Gattung *Salix*, obgleich zweihäusige Arten umfassend und dadurch innerhalb des Rahmens der Betrachtungen KLEINSCHMIDT's fallend, würde ihn wahrscheinlich bei seinen Betrachtungen über Formenkreisbastarde in Verlegenheit gebracht haben. Es ist möglich, dass derartige Gattungen bei den Vögeln fehlen.

Ich bin überzeugt, dass KLEINSCHMIDT, wenn er sich nicht zu sehr auf die Verwertung seiner eigenen Beobachtungen von Vögeln beschränkt hätte, entweder die scharfe Trennung der Formenkreise

hätte aufgeben müssen oder sie schliesslich auf Vermischbarkeit bzw. Nichtvermischbarkeit hätte gründen müssen.

Betreffs der Serodiagnostik bin ich in dem Sinne mit KLEINSCHMIDT einverstanden, dass auch ich in ihr nichts anderes sehe als ein Mittel, um zu zeigen, dass mit einer äusserlichen Uebereinstimmung oft, aber nicht immer, eine innerliche Hand in Hand geht, sodass, wo Beobachtung der äusserlichen Eigenschaften uns im Stich lässt, die Sero-diagnostik wertvolle Anweisungen geben kann über die systematische Stellung (nicht über die Phylogenese!) eines Lebewesens.

KLEINSCHMIDT scheint selber ganz gut bemerkt zu haben, dass seine Betrachtungen, welche sich hauptsächlich auf der Beobachtung von Vögeln und Insekten stützen, nicht für alle Tiere in gleichem Masse zutreffen. Er sagt auf S. 57—58:

„Will man Beispiele besonders schöner Rassenbildung finden, so braucht man sich nur nach Tieren umzusehen, die in ihrer Verbreitungsfähigkeit den Laufkäfern und den Jagdfasanen entsprechen, denn zu lebhafter Rassenbildung gehören drei Bedingungen:

Erstens muss es sich um Wesen handeln, die einen gewissen Grad von Beweglichkeit besitzen. Eine Form, die so träge ist, dass sie sich nie weit von ihrem ersten Wohnsitz entfernt, kann natürlich nur in ein bis zwei Rassen vorkommen . . .

Zweitens darf aber die Beweglichkeit nicht so gross sein, dass eine Bindung an Wohnbezirke aufhört. Es findet sonst leicht ein fortwährender Individuenaustausch zwischen der Urheimat und dem neubesiedelten Gebiet statt, der die Anfänge der Rassenunterschiede verwischt oder ihre Entstehung gar nicht aufkommen lässt . . .

Und S. 60: Drittens ist es zur Rassenbildung nötig, dass das betreffende Tier sich nicht neuzeitlich über verschiedene Länder verbreitet hat. Der Grad der Rassenunterschiede entspricht nicht einfach dem Grade der Unterschiede zwischen Klima und sonstigen Charakteren der getrennten Wohngebiete, sondern er entspricht vor allem der Länge der Zeit, die die Rassen zu ihrer Differenzierung zur Verfügung stand.“

KLEINSCHMIDT bespricht nicht die Arten, welche das von ihm gemalte Bild nicht zeigen, und sagt auch nicht, welches Prinzip in diesem Fall das leitende sein soll. Hätte er dies versucht, so hätte er wahrscheinlich nichts anderes tun können, als auf das Kriterium der Vermischbarkeit bzw. Nichtvermischbarkeit der Formen zurückgehen.

Wie er sich in seinen Betrachtungen dieses Prinzips nähert, ist aus dem oben zitierten Beispiel der Fasanen ersichtlich.

ZUSAMMENFASSUNG

In § 1—3 werden die Definitionen dreier Begriffe: Komparium, Kommiskuum und Konvivium, gegeben. Diese biologischen Begriffe sind auf die Bastardierbarkeit oder Vermischbarkeit, bzw. Nichtbastardierbarkeit oder Nichtvermischbarkeit der Lebewesen gegründet. Das Reich der Lebewesen wird dadurch in Komparien zerlegt, jedes Komparium umfasst ein oder mehrere Kommiskuen, während innerhalb vieler Kommiskuen wiederum Konviven unterschieden werden können. Die Einführung dieser Begriffe macht den Gebrauch der vieldeutigen Ausdrücke Art, Unterart, Varietät, Rasse u.s.w. bei theoretischen Auseinandersetzungen unnötig, obgleich diese Ausdrücke in der Systematik ihren Wert beibehalten. Es besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen den genannten biologischen und systematischen Begriffen und dieser wird besprochen.

Die bekannte, aber ungenügend genau formulierte Frage nach der „Entstehungsweise der Arten“ wird in drei andere zerlegt, und zwar die nach der Entstehungsweise der Konviven, der Kommiskuen und der Komparien.

Die möglichen Entstehungsweisen der Konviven werden ausführlich erörtert. Es zeigt sich manches zumal für die phylogenetischen Betrachtungen Wichtiges. Einige der Schlussfolgerungen sind folgende.

Die Entstehung der Konviven (§ 4 und 5) hat nach allem, was die Erblichkeitsuntersuchungen der letzten Jahrzehnten uns gelehrt haben, nichts geheimnisvolles mehr. Sie ist eine Folge der isolierenden und selektierenden Wirkung verschiedener Umstände auf polymorphe Populationen. Es zeigt sich, dass alle Erscheinungen der Konvivenbildung ebensogut ohne Mutationen als mit solchen erklärt werden können (§ 6).

Falls man sich aber auf den Standpunkt stellt, dass keine Mutationen stattfinden, kommt man zur unerwarteten Schlussfolgerung, dass die Evolution nicht immer fortwähren kann und endlich ein Ende nehmen wird, sei es auch nach sehr langer Zeit (§ 7).

Weiter wird gezeigt, dass trotz der Möglichkeit, die Entstehung

von Konviven zu erklären, die Entstehung der Kommiskuen und Komparien keineswegs erklärt ist.

Die Betrachtung der Konviven lehrt auch, dass es wissenschaftlich unzulässig ist, aus grösserer und geringerer Uebereinstimmung und Unterschied zwischen Konviven auf deren Herkunft zu schliessen, mit andern Worten: dass grössere oder geringere Uebereinstimmung der Lebewesen, wenigstens innerhalb der Kommiskuen, nicht auf grössere oder geringere Stammesverwandschaft hinzuweisen braucht.

Alle diese Betrachtungen gelten an erster Stelle für Lebewesen ohne Selbstbefruchtung und ohne ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche in der Natur bei weitem in der Mehrzahl sind. In § 8 wird besprochen, wie man sich diese Vorstellungen zu ändern hat für Lebewesen, bei welchen Selbstbefruchtung oder ungeschlechtliche Fortpflanzung vorkommt.

In § 9—11 werden einige Ideen anderer Forscher in Zusammenhang mit der Unterscheidung von Komparien, Kommiskuen und Konviven besprochen.

ZITIERTER LITERATUR

- (1924) BAUR, E., Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca genetica, Bd. 4. Leipzig.
- (1924) DANSER, B. H., Ueber einige Aussaatversuche mit *Rumex*-Bastarden. Genetica, 6, p. 145-220.
- (1925) —, Over de beteekenis van de Plantengeografie voor de Phylogenie en de Systematiek. Amsterdam.
- (1927) —, Over het soortsbegrip in de Plant- en Dierkunde. Handelingen van het vierde Nederlandsch-Indisch Natuurwetenschappelijk Congres, 1926, p. 341-349. Weltevreden.
- (1929) —, Ueber die niederländisch-indischen *Stachytarpheta*-Arten und ihre Bastarde, nebst Betrachtungen über die Begrenzung der Arten im allgemeinen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 40, p. 1-43.
- (1921) HAGEDOORN, A. L., and A. C. HAGEDOORN-VORSTHEUVEL LA BRAND, The relative value of the processes causing evolution. Den Haag.
- (1928) KARPECHENKO, G. D., Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 48, p. 1-85.
- (1926) KLEINSCHMIDT, O., Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle a. S.

- (1926) TURESSON, G., Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. FEDDE, Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beihefte, Bd. 41, p. 15-37.
- (1898) WETTSTEIN, R. VON, Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena.

ICHTHYOSIS GENERALIS, EEN GEVAL VAN GESLACHTSGEBONDEN ERFELIJKHEID

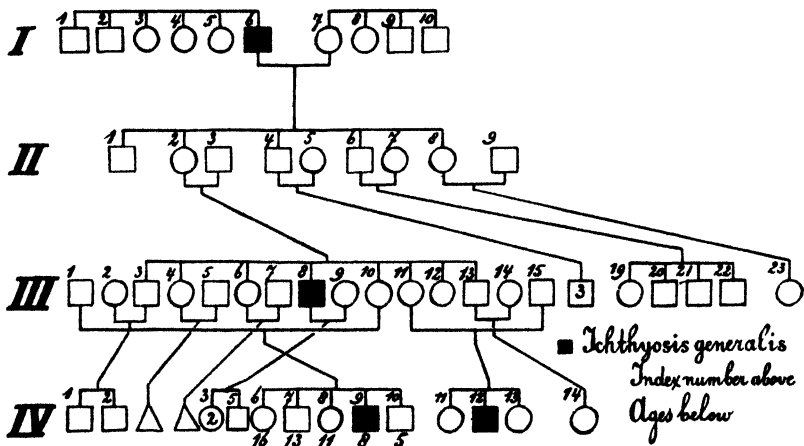
door

G. P. FRETS

Bij het onderzoek van de erfelijkheidsverhoudingen bij een geval van centrale neurofibromatose (*Genetica* XI, blz. 347) trof ik in de ziektegeschiedenis van een der familieleden de vermelding ichthyosis generalis aan. Dit geval moge hier beschreven worden; het betreft een jongen van 8 jaar (zie stamboom, IV 9).

De vader vertelt, dat deze huidziekte van de geboorte af aanwezig was. Zij gaat op en neer, doch verdwijnt niet. Het beeld is zeer treffend, de huid van romp en ledematen, vooral van den romp en ook van het hoofd, is bedekt met bruingele verdikkingen, schubben. De diagnose kan met volkomen zekerheid gesteld worden.

De stamboom is samengesteld uit de gegevens, die de vader en de grootvader van moederszijde mij gaven.



Wij hebben hier te doen met geslachtsgebonden erfelijkheid, waarbij de anomalie recessief is (dus zooals bij kleurenblindheid). Aldus (x = geslachtschromosoom met den erfactor voor de anomalie):

$$x x \times x y = x x + x y.$$

Geslachtscellen: $x \quad x, y.$

Als wij uitgaan van een huwelijk, waar de man de anomalie heeft, dan vertoont geen van de kinderen deze. Dit geldt in onzen stamboom voor de geslachten I en II.

Een huwelijk van een dochter uit bovenstaand gezin met een gezonden man verloopt volgens de formule:

$$x x \times x y = x x + x y + x x + x y.$$

Geslachtscellen: $x, x \quad x, y$.

De helft van het aantal mannelijke individuen vertoont hier de anomalie; de helft van het aantal vrouwelijke individuen heeft de anomalie heterozygoot, maar vertoont ze niet.

In ons geval (generatie III) vertoont van 3 zoons één de afwijking (III 8). Van 5 dochters hebben twee de afwijking heterozygoot (III 10 en III 11); dit blijkt uit de volgende generatie.

De kleinzoon (III 8) vertoont dus de afwijking, evenals de grootvader (I 6), terwijl de moeder (II 2) conductrice is.

In de huwelijken van 2 dochters (III 10 en III 11) treffen wij onder de zonen er één met de anomalie aan (IV 9 en IV 12). De formule is in deze gevallen weer:

$$x x \times x y = x x + x y + x x + x y.$$

Geslachtscellen: $x, x \quad x, y$.

In het eerste huwelijk vertoont van 3 zonen er één de afwijking (IV 9), in het tweede huwelijk de eenige zoon (IV 12). Dus van 4 zonen hebben er 2 de afwijking, d.i. juist wat de formule vordert.

Het mannelijke individu van de 3de generatie (III 8) met de zichtbare afwijking heeft 3 kinderen, 2 dochters en één zoon. De formule is hier $x y \times x x = x x + x y$, zoodat geen van de kinderen de afwijking vertoont; toch zijn de dochters heterozygoot voor de anomalie (conductrices).

We hebben hier dus met een prompt geval van geslachtsgebonden erfelijkheid te doen.

LENZ (menschl. Erbl. I, S. 194) vermeldt een recessieve Ichthyosis fetalis.

RESUMÉ

Ichthyosis generalis: a case of sex-limited inheritance in man with recessiveness of the anomaly. The case can be understood from the pedigree.

INTERPERIODIZITÄT

von

G. WOLDA

(Wageningen, Holland)

(Eingegangen 11. Juni 1929)

In *Genetica*, Bd. IX, 1927, ist sowohl für die niederländische wie für die schwedische Bevölkerung die Existenz einer Geburtsperiodizität gezeigt worden. Für die Niederlande findet man zwei deutliche Geburtsoptima im Februar und im September, während daneben noch drei schwächere vorkommen, im April, November und Juni.

In der erwähnten Abhandlung findet man eine sehr ausführliche Analyse dieser Periodizität, und es ist daselbst auseinandergesetzt worden, wie die ornithologischen Studien des Verfassers zu dieser Analyse führten. Zwischen den Gesetzen, welche die Geburtsperiodizität bei Menschen und bei Vögeln beherrschen gibt es keinen wesentlichen Unterschied.

Nun hat sich bei der ornithologischen Untersuchung ergeben, dass eine Unterbrechung oder eine Abweichung vom Fortpflanzungsrhythmus öfters zusammengeht mit der Geburt von Individuen oder ganzen Bruten, welche eine geringere Lebensfähigkeit haben, als die, welche aus der normalen Periodizität hervorgehen.

Zu einem richtigen Verständnis der nachfolgenden Tatsachen ist es notwendig diese ornithologische Erscheinung möglichst gut zu kennen.

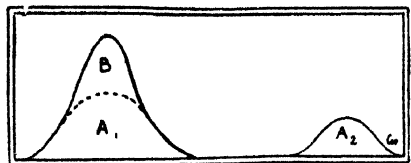


Fig 1.

Wenn eine Art zu legen anfängt, fallen die Anfangsdaten sämtlicher Individuen innerhalb einer ziemlich kurzen Periode von etwa zehn bis zwanzig Tagen. Die Zahlen der Individuen, welche in den aufeinanderfolgenden Tagen zu legen anfangen (jeden Morgen

wird ein Ei abgelegt), bilden eine mehr oder weniger regelmässige Frequenzkurve. Diese umfasst das erste Legeoptimum. Man kann dasselbe theoretisch in einen basalen Teil A_1 und einen Gipfelteil B zerlegen (Fig. 1). Der erste Teil wird von den Individuen gebildet, welche die kleinsten Gelege, der zweite Teil von solchen, welche die grössten Gelege absetzen. Mit den grossen Unterschieden zwischen den Eierzahlen der Gelege gehen nachweisliche physiologische Unterschiede zusammen. Ich habe z.B. nachweisen können, dass die B-Individuen empfindlicher sind für Temperaturschwankungen als die A_1 -Individuen (vgl. Jaarverslag van de Ned. Phaenologische Vereeniging, 1927, S. 22), welche letzteren folglich die am meisten akklimatisierten sind. Es sind gerade auch nur diese Vögel, welche ein zweites Legeoptimum A_2 aufweisen. Der Unterschied zwischen A- und B-vögeln besteht somit darin, dass sich die ersteren durch eine ausgedehnte zweigipfelige Verjüngungsperiode mit niederen Gelegen, die letzteren nur durch eine kurze eingipfelige mit grossen, bisweilen sogar sehr grossen Gelegen kennzeichnen.

Das Bild der Gelege kann sich durch die jährlichen meteorologischen Umstände in zwei Richtungen ändern. In ungünstigen Jahren verkürzt sich die Verjüngungsperiode, aber zu gleicher Zeit werden die Gelege grösser (Fig. 2, gezogene Linie). In günstigen Jahren (punk-

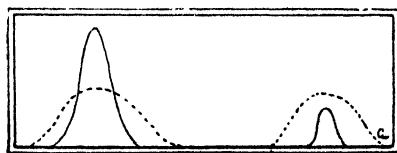


Fig. 2.

tierte Linie) beobachtet man das Entgegengesetzte: die Periode wird gleichmässiger, sie dauert länger, die Gelege aber sind niedriger, die Optima sind mehr niveliert. Zumal das zweite Op-

timum ist grossen jährlichen Schwankungen unterworfen und fällt bisweilen stellenweise ganz aus.

Bei einigen Arten treten drei Legeoptima auf, deren Gipfel dann gleich weit voneinander entfernt liegen.

Man stelle sich die Sachlage derart vor, dass jedes Individuum seine eigene Legegewohnheit hat, die jedoch der Wirkung äusserer Umstände unterworfen ist. Einige Individuen machen auch unter den günstigsten Bedingungen nur ein Gelege, andere dagegen sogar unter den ungünstigsten Bedingungen zwei. In diesen beiden extremen Fällen ist deshalb das einzelne, bzw. das doppelte Optimum stabil. Jedoch überwiegt die Anzahl der Individuen, deren zweites Optimum

labil ist, welche also je nach den Umständen das eine Jahr ein, das andere Jahr zwei Gelege machen.

Zu diesen Umständen gehört auch das Alter des Individuums. Im allgemeinen gehört das zweite Optimum dem lebenskräftigen Vogel mittleren Alters; jungen und alten Vögeln hauptsächlich das erste Optimum.

Nun ist es eine paradoxe Tatsache, dass in sehr günstigen Jahren die Zahl der Bruten, welche gänzlich zu Grunde gehen, gross ist, in ungünstigen Jahren dagegen klein. Günstige Umstände lassen wahrscheinlich Gelege entstehen, die nicht der festen Fortpflanzungsgewohnheit entsprechen. Diese Gelege scheinen minderwertig zu sein, ihr Entwicklungsverlauf ist in verschiedenen Hinsichten ungünstig. In, in meteorologischer Hinsicht, ungünstigen Jahren ist diese Erscheinung viel seltener.

Älternde Individuen — und zwar sowohl in phylogenetischem wie in ontogenetischem Sinne — verlieren allmählich wieder das zweite Optimum. Aber auch diese Umänderung wird wohl nicht glatt verlaufen.

Eine dritte Form des Absterbens findet sich ziemlich regelmässig bei den allerersten und allerletzten Gelegen einer Art. Das dieses nicht zufällig ist, geht aus den Begleiterscheinungen hervor, welche atavistischer Art zu sein scheinen.

Eine vierte deutliche Abweichung tritt auf, wenn der Fortpflanzungsrhythmus durch Vernichtung eines Geleges oder einer Brut zerstört wird. Wenn der Vogel dann dazu übergeht ein interperiodisches Gelege abzusetzen, was des öfteren der Fall ist, geht die Inferiorität desselben gleich aus der geringen Zahl der Eier hervor. Der Verlauf dieser Gelege ist vielleicht der ungünstigste.

Statistisch untersucht sind die vier oben auseinandergesetzten Ursachen nicht, oder nur zu einem sehr geringen Teil, von einander zu unterscheiden.

Eine einzige theoretische Betrachtung dürfte hier noch erörtert werden. Die Schwierigkeiten, welche mit dem Entstehen eines neuen Optimums zusammengehen, scheinen eine geringere Bedeutung für die Brut zu haben, als diejenigen, zu welchen das allmähliche Verlassen eines alten Optimums Anlass gibt. Die Ausbildung eines neuen Optimums geschieht ja bei ausgereiften Individuen, welche somit in einer günstigen Lebensphase sind. Bei älteren Individuen hingegen,

bei denen die Konzeption auf einem nicht in allen Hinsichten günstigen Optimum stattfindet, erschwert die Lebensphase die Überwindung der Schwierigkeiten.

Bis soweit die ornithologische Einleitung zu der vorliegenden Untersuchung.

Die Übereinstimmung zwischen den ornithologischen und anthropologischen Fortpflanzungserscheinungen, welche ich in „Akkl. und Dekl. I und II“ habe feststellen können, hat mich selbstredend zur Fragestellung geführt, in wie weit die obengenannten Korrelationen auch beim Menschen sich kenntlich machen. Ich habe dabei, ausser an die Sterblichkeit im Kindesalter, auch an die Erscheinung der Tuberkulose gedacht. Die Frage wäre vielleicht noch längere Zeit unbeantwortet geblieben, hätte Verf. nicht gefunden, dass Professor Bolk sich die gleiche Frage, sei es in anderer Form, gestellt hatte (vgl.

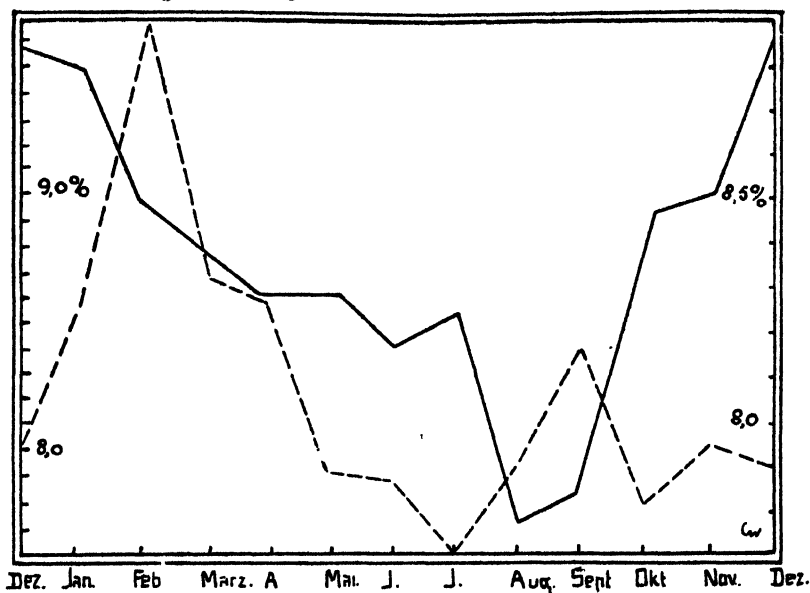


Fig. 3. Die punktierte Linie stellt die niederländische Geburtenperiodizität vor (Skala rechts), die gezogene Linie den Durchschnitt der monatlichen Totgeburten in den Niederlanden für die Jahre 1921—1925, ausgedrückt im Prozent der Lebendgeburten (Skala links). Man bedenke, dass ein konstanter Prozentsatz in diesem Fall besagen würde, dass die bezüglichen Periodizitäten einander völlig gleich wären.

Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde 1902, Jhrg. 38 Bd. 2, S. 1023).

Noch mehr Anlass zu der Frage gab die Tatsache, dass bei einer Untersuchung über Häufigkeit von Totgeburten in Amsterdam her-

vorging, dass Perioden der Geburtenvermehrung im grossen ganzen zusammengehen mit einer Verminderung der Totgeburten und umgekehrt. (Akkl. u. Dekl. I, Fig. 21).

Auch für Holland zeigte sich das (Fig. 3). In grossen Zügen hat die Kurve der Totgeburten einen eigenartigen Charakter, der von dem der holländischen Geburtenperiodizität abweicht; die monatlichen Schwankungen treten allerdings (ausser im September) gegen die der Geburten zurück. Die Wiederholung dieser Erscheinung gibt dazu Anlass, diese Untersuchung weiter fortzusetzen.

In Schweden (Fig. 4) kommt es auch vor, ausser bei den März-Aprilkonzeptionen. Diese verdienen also unsere nähere Aufmerksamkeit. Der März-April Höhepunkt auf der Konzeptionskurve ist dort deutlich abgeschwächt. Man kann dies mehrmals in „Akkl. und Dekl.

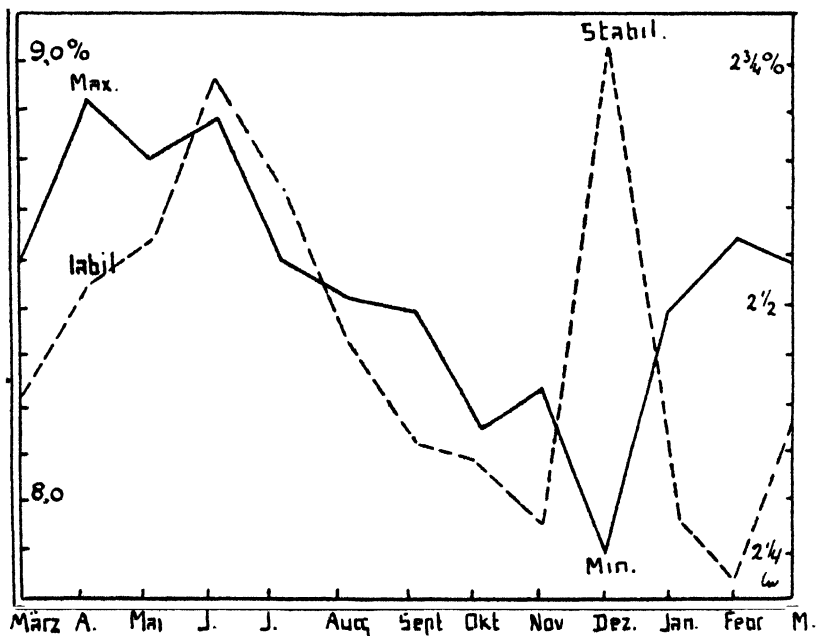


Fig. 4. Die punktierte Linie stellt die Konzeptionsperiodizität in Schweden vor (1901—1917), Skala links; die gezogene Linie die daraus hervorgegangenen Totgeburten, ausgedrückt im % der Lebend-geborenen (Skala rechts).

II'' konstatieren. Erstens auf Seite 216, wo die jährlichen Optima angegeben sind. Das März-April-Optimum schwächt deutlich ab. Zweitens auf Seite 172, Fig. 28. Die Dez.-Jan.-Geburten nehmen in 18 Jahren ungefähr 4 % ab. Drittens Fig. 31 auf Seite 177. Dort scheint in der

Stadt die März-April-Konzeption geringer zu sein als auf dem Land. Die Vergleichung der Erscheinungen auf dem Land mit denen in der Stadt, lassen uns die Richtung erkennen, in der die Konzeptionsperiodizität sich bewegt; das Land tritt hier zurück. Viertens finden wir den Zurückgang bei einer Vergleichung der ehelichen mit den unehelichen Geburten (Fig. 29, Seite 174). Bei den unehelichen, besonders in der frühesten Periode 1901-1906 ist er hier noch ausgesprochen. Die höhere Kultur zeigt also auch hier die stärkste Verflachung.

Eine gründliche Kenntnis dieses verschwindenden Optimums erforderte die Beantwortung der Frage, ob das Verhältnis zwischen Knaben und Mädchengeburten abnahm, was man in Schweden erwarten könnte. Die hierzu nötigen Beweise waren nicht vollständig in meinem Besitz, aber die, welche mir zur Verfügung standen, zeigten ziemlich deutlich, durch die starke jährliche Fluktuation, dass eine Korrelation hier nicht nachzuweisen sein wird.

Eine Untersuchung, ob in dieser Periode vielleicht die Temperatur einigen Einfluss auf die Konzeptionswahrscheinlichkeit ausübt, zeigte hingegen einigen Erfolg. Für die Periode 1882—1902 wurde die Bewegung in den aufeinanderfolgenden durchschnittlichen Märztemperaturen in Stockholm mit derjenigen in der Anzahl der Konzeptionen jener Monate verglichen. Und nun wurde untersucht, wie oft ein Steigen oder Fallen der Konzeptionen zusammenfiel mit einem Steigen oder Fallen der durchschnittlichen Märztemperatur. Ebenso geschah es mit den übrigen Monaten des Jahres.

In diesen 20 Jahren wurden zwischen der Bewegung der beiden Erscheinungen im:

Januar . . .	8	Koinzidenzen	Juli . . .	10	Koinzidenzen
		gefunden.			gefunden.
Februar . . .	11	„	August . . .	10	„
März	14	„	September .	10	„
April	11	„	Oktober . .	8	„
Mai	7	„	November .	9	„
Juni	9	„	Dezember . .	6	„

Nun kann jede Koinzidenz reiner Zufall sein, wovon die Hälfte Wahrscheinlichkeit ist, so dass in 20 Jahren 10 Koinzidenzen erwartet werden können. Aber die Tatsache, dass das meist labile März-April Optimum die meisten (14—11) und das meist stabile, das ist das vom Dezember, die wenigsten, nämlich 6, hat, ist schwer einem Zufall

zuzuschreiben, besonders weil es übereinstimmt mit dem allgemein ornithologischen und, beinahe möchte ich sagen, allgemein biologischen Kriterium, dass grössere oder geringere Stabilität eines Optimum nicht anders sichtbar werden kann, als aus ihrer grösseren oder geringeren Empfindlichkeit für äussere Einflüsse.

In diese Korrelation scheint nun die Fluktuation der Totgeburten aufgenommen werden zu müssen. Das meist labile Konzeptions-optimum von März-April gibt Anlass zu einem Maximumprozent von Totgeburten; das meist stabile Dezemberoptimum zu einem Minimum. Die schwedische Untersuchung gibt hiermit zur Beantwortung unserer Frage den ersten und bis jetzt einzigen Anhalt.

Sie zeigt eine Tatsache, die mit den Resultaten der ornithologischen Untersuchung übereinstimmt: Das Abschwächen eines Optimum im Konzeptionsrhythmus hat auf die Lebensfähigkeit des jungen Individuums, das daraus geboren werden soll, einen ungünstigen Einfluss.

Es ist deutlich, dass die vorhergehenden Zeilen an erster Stelle nötig waren um das Bestehen eines Zusammenhangs zwischen der Lebensfähigkeit eines Individuums und dem Monat, in dem eskonzipiert wurde, zu zeigen. Dazu bilden sie einen ersten Beitrag zu meiner Behauptung, dass die Lebensfähigkeit mit abhängig ist von der grösseren oder geringeren Stabilität der Optima.

Auf der gleichen Grundlage habe ich die Frequenz der Sterblichkeit im ersten Lebensjahre untersucht.

Wir gehen jetzt über zur graphischen Darstellung der Geburtenperiodizität der Patienten des Sanatoriums „Hellendoorn“ (Fig. 5). Um das Ergebnis — durch die gezogene Linie dargestellt-leicht definieren zu können, denken wir uns erst den ziemlich hohen Septembergipfel S_1 umgeändert in ein Tal S_2 . Die so entstandene modifizierte Kurve stellt sodann eine Wiederholung der niederländischen Geburtenperiodizität dar, nur mit dem Unterschied, dass sie um einen Monat verfrüht scheint, oder besser: nach links verschoben ist.

Diese Erscheinung hat sowohl für weibliche als für männliche Geburten, jede Gruppe für sich betrachtet, Geltung. Nur ist für die erstere der Septembergipfel etwas höher als für die letztere Gruppe. Um eine Definition der Erscheinung geben zu können ist es erwünscht sich von der übrigens naheliegenden Vorstellung einer Verfrühung der Geburten um einen Monat los zu machen. Für eine solche Vorstellung gibt es noch keinen genügenden Grund.

Es wäre fast richtig, falls wir die Erscheinung folgenderweise formulieren: Die Monate, welche für die normale niederländische Geburten-

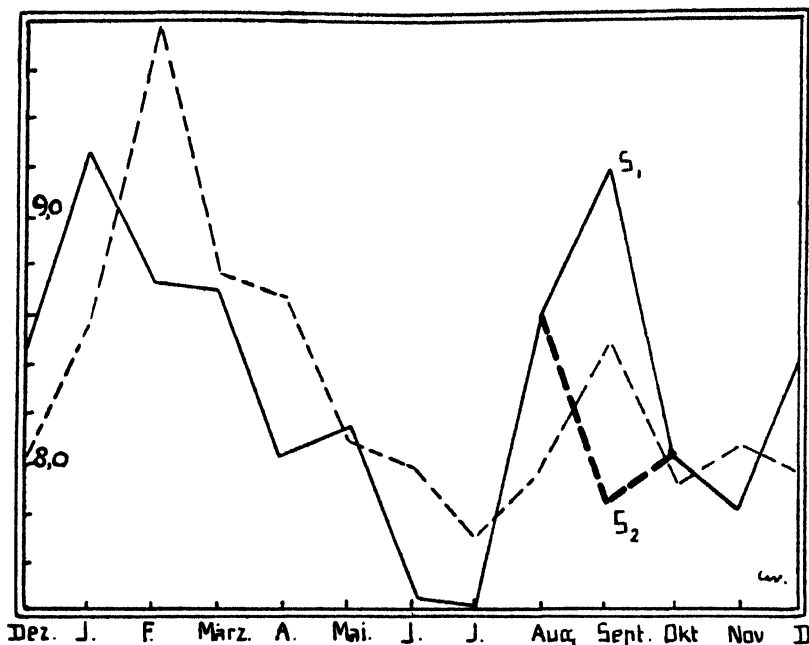


Fig. 5. Die punktierte Linie stellt die niederländische Geburtenperiodizität vor. Die gezogene Linie ist die graphische Darstellung der Geburten von 6392 Patienten des Sanatoriums „Hellendoorn“. Die Männer- und Weibergeburten ergaben fast identische Kurven, nur dass die letztere einen höheren Septembertypus aufweist.

periodizität Optima darstellen, sind für die T.b.c.-Geburten Minima, und umgekehrt. Relative Zu- und Abnahme dieser fällt zusammen mit Ab- und Zunahme jener. Diese Formulierung hat den Vorteil, dass sie auch für die Totgeburten Geltung hat.

Dabei soll man aber gleich hervorheben, dass es neben dieser Übereinstimmung zwischen der T.b.c.-Linie und der Linie der Totgeburten einen prinzipiellen Unterschied gibt. Ihr allgemeiner Verlauf ist sehr verschieden. Eine nähere Betrachtung dieses Unterschieds kann aber vorläufig unterbleiben.

Im Laufe der Untersuchung habe ich versucht ausfindig zu machen, ob es Geburtenmonate gibt, welche für T.b.c.-Patienten mehr oder weniger günstig oder ungünstig sind. Ich konnte dabei aber nicht zu einem positiven Ergebnis gelangen. Jedoch haben sich doch einige Tatsachen ergeben, welche wert sind veröffentlicht zu werden.

Bei den 2064 zuerst eingegangenen Angaben männlicher Geburten ergab sich, dass die Sterblichkeit, ausgedrückt im % der Geburtenzahl, sich bewegte zwischen 20 und 36 % (Fig. 6, unterbrochene Linie). Die fünf durch schwarze Punkte wiedergegebenen Optima sind genau die gleichen wie die der niederländischen Geburtenperiodizität. Falls das Ergebnis zuverlässig ist, wären also die Monate der fünf niederländischen Geburten-Optima gerade für die Wahrscheinlichkeit auf T.b.c.-Geburten die ungünstigsten.

Die weiteren 1281 männlichen Geburten sind damit jedoch keineswegs in Übereinstimmung, weil zumal die Geburt im schwachen niederländischen Novemberoptimum sich als besonders ungünstig her-

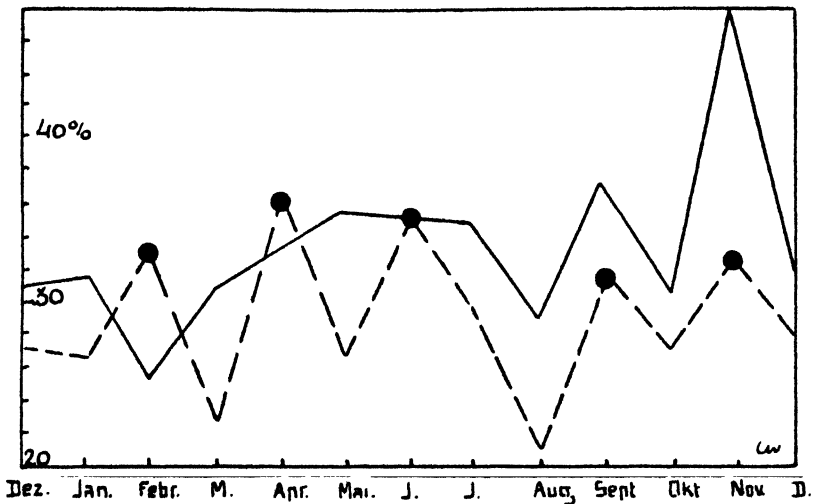


Fig. 6. Die gezogene Linie ist eine Darstellung der relativ hohen Sterblichkeit unter 1609 Patienten des Sanatoriums „Oranje Nassau's Oord“, geordnet nach den Monaten der Geburten. Die punktierte Linie bezieht sich auf 4116 Geburten mit weniger Sterbenfälle.

ausstellt. Darauf folgt das Septemberoptimum. Bei den übrigen Optima tritt überwiegende Sterblichkeit nicht mehr auf.

Jetzt kommen die Ergebnisse der Untersuchung im Sanatorium Oranje Nassau's Oord an die Reihe (Fig. 7).

Die gezogene Linie zeigt den Verlauf der 1609 erstregistrierten Geburtendaten von Patienten. Die Zahl der Sterbefälle, zum Teil in ein besonderes Archiv zusammengetragen, ist in dieser Gruppe gross (Fig. 7, gezogene Linie).

Auch hier treten die fünf niederländischen Geburten-Optima, durch Punkte wiedergegeben, als besonders ungünstig in den Vordergrund. Die grösste Wahrscheinlichkeit für eine T.b.c.-Anlage fällt zusammen mit den beiden schwächsten (Nov. und Juni) Optima und dem September-Optimum. Bis soweit stimmen die Ergebnisse der Untersuchung der Patienten von „Hellendoorn“ und „Oranje Nassau's

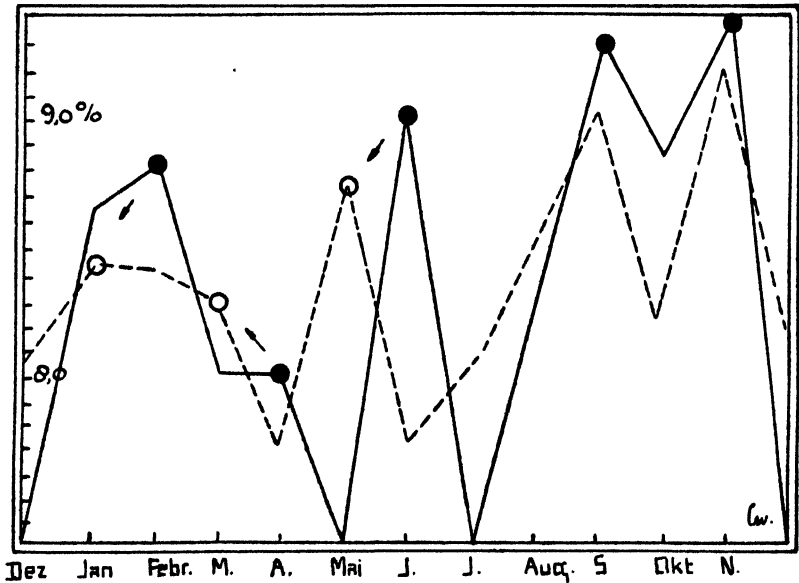


Fig. 7. Die punktierte Linie stellt die Sterblichkeit unter 2064 männlichen Patienten des Sanatoriums „Hellendoorn“ vor. Für jeden Geburtsmonat ist die Zahl der Verstorbenen im % der Geburtenzahl ausgedruckt. Die gezogene Linie gibt das Gleiche wieder für die nach her eingegangenen Nachrichten über 1281 Patienten.

Oord“ überein. Als aber eine grössere Zahl von Patienten des letzteren Sanatoriums in die Untersuchung einbezogen worden war, änderte sich das Bild (Fig. 7, unterbrochene Linie). Drei der fünf Optima sind, gleich wie in „Hellendoorn“, um einen Monat nach links verschoben. Die beiden andern sind jedoch an ihrer Stelle geblieben, so dass die Ergebnisse der beiden Sanatorien nicht vollständig übereinstimmen. Es scheint mir geraten, mit der Feststellung dieser Sachlage bis auf weiteres zufrieden zu sein und über die Erklärung derselben nicht zu spekulieren.

Dennoch können wir in den von „Oranje Nassau's Oord“ erhal-

tenen Daten aufs neue eine wichtige Bestätigung der bereits zu wiederholten Malen beobachteten Korrelation zwischen der grösseren Sterblichkeit und dem normalen niederländischen Geburtenoptimum erblicken.

Eine Vergleichung der gezogenen und der unterbrochenen Linie der Fig. 7 zeigt uns, dass die Hinzufügung der weniger ernsten Fälle zu den ursprünglichen 1609, nicht nur den Juni-Gipfel verschwinden lässt, sondern sogar zur Entstehung eines Mai-Gipfels führt. Also eine Bestätigung des Befundes, dass die beobachtete grössere Sterblichkeit der ersten 1609 Patienten tatsächlich mit dem Juni-Optimum verbunden ist, d.h. mit dem schwächsten Optimum der ganzen niederländischen Periodizität.

Genau das Gleiche — wiewohl weniger deutlich — geschieht mit dem kräftigen Februar- und dem April-Optimum. Auch diese sind durch Hinzufügung der weniger ernsten Fälle um einen Monat nach links verschoben.

Eine Untersuchung der Eierproduktion bei Hühnern gibt einen klaren Einblick in die Erscheinung der Interperiodizität.

In Akkl. I u. II ist gezeigt worden, wie die Fortpflanzungsgewohnheiten allmählichen Veränderungen ausgesetzt sind, und wie die neue Gewohnheit sich immer, entweder allmählich oder sprungweise, aus der früheren Gewohnheit aufbaut. Eine Analyse derselben führt meistens zum Verständnis ihrer Biogenese.

Meistens gehen die allmählichen Veränderungen schneller vor sich, als man es im allgemeinen vermutet. So sahen wir, dass die Geburtenperiodizität sowohl in den Niederlanden wie in Schweden sich in 40 Jahren merklich veränderte. Die allmählichen Veränderungen der Legegewohnheiten, welche die . . . Zucht unserer Hühner zur Folge hat, sind bisweilen bereits in einer Vierzahl von Jahren nachzuweisen. In diesen Legegewohnheiten erkennen wir die zwei Brutperioden des wilden Vogels noch recht deutlich: die erste Periode im April, die zweite im Juni. In diesen Monaten ist auch noch heute die Eierproduktion maximal. Was die Zucht erreicht hat ist als eine nur zum Teil gelungene Ausbreitung dieser Perioden über das ganze Jahr zu beachten.

Zwischen April und Juni tritt noch immer eine Einsenkung in der Produktion auf. Auch hier verrät sich wieder der primitive Vogel, der in diesem Zeitraum brütet und die Junge versorgt, bevor er ein zweites Gelege macht. Diese Einsenkung ist je nach der Rasse ver-

schieden und bei alten und jungen Vögeln ist sie tiefer als bei solchen, die im Legeoptimum sind. Nur in diesem Stadium zeigen sich die maximalen Resultate der Zucht, während die älteren Vögel immer mehr zu den alten Legegewohnheiten zurückkehren.

Aus den Ergebnissen der Lege-Wettbewerbe geht hervor, dass die Einsenkung meistens ungefähr 8 Juni maximal ist. Wenn man die Ergebnisse der Wettbewerbe der Versuchsstation zu Beekbergen, seit 1919, studiert, so würde man jedoch die Einsenkung in den späteren Jahren kaum mehr erkennen, wiesen die vorhergehenden Jahren ihre Existenz nicht deutlich aus.

	Maximale Produktion im April (1stes Gelege)	Minimale Produk- tion während der Einsenkung Anfang Juni	Maximale Produktion Juni (2tes Gelege)
Rhode Island Reds (1926)			
Wettbewerb zu Bennekom	0.65	0.28	0.46
1. Wettbewerb zu Beekbergen	0.78	0.42	0.67
2. " " "	0.73	0.32	0.57
8. " " "	0.78	0.66	0.67
9. " " "	0.80	0.65	0.71

Alles pro Huhn pro Tag.

Wir ersehen daraus, dass die Einsenkung beim 8ten Wettbewerbe fast verschwunden ist, jedoch beim neunten etwas deutlicher an den Tag tritt, wohl als Folge einer Neubelebung der zweiten Brutperiode.

Bekanntlich ist die Neigung zur Brütigkeit beim Huhn im Juni ziemlich stark, wohl aufzufassen als Widerstreben des Kulturzwanges. Diese Widerstreben äussert sich auch in einer Zunahme der unbefruchteten Eier während der Periode der maximalen Einsenkung. Von gut 98000 Eiern, in den Perioden 14 Febr.—1 Sept. der Jahre 1919—1923 zu Beekbergen abgelegt, sind gut 38000 ausgebrütet worden. Der Prozentsatz der unbefruchteten Eier ist während den Wintermonaten Aug.—März am grössten. Vom März an nimmt er ab; beim zweiten Gelege (Juni) ist er geringer als beim ersten, je doch vergrössert er sich um ungefähr 8 Juni. Die Zahlen sind: Ende April 17%, 8 Juni 18.5%, Mitte Juni 15.5% unbefruchtet.

Wir sehen also auch hier wieder, dass es scharf ausgeprägte Perioden gibt, in denen die Fortpflanzungsmöglichkeiten, sei es (in diesem Fall) in Bezug auf Eiablage oder Prozentsatz befruchteter Eier, eingeschränkt sind.

STUDIEN ÜBER EINE KLEINE, ENDEMISCHE BEVÖLKERUNG IN DÄNEMARK

von

AXEL GARBOE

I

Schon vor längerer Zeit hat man festgestellt, das kleine, durch längere Zeitperioden isoliert lebende Bevölkerungen, z.B. Inselbewohner, interessante biologische Verhältnisse aufweisen, welche ein näheres Studium verdienen, und welche auf rassenbiologische Probleme von Bedeutung einigermaßen Licht werfen können. Die Isolation — sei es dass diese durch das Leben in einsamgelegenen Gebirgstälern, auf kleinen Inseln oder durch andere isolierende Naturverhältnisse verursacht ist — schafft den Menschengenerationen so eigentümliche Lebensbedingungen und Lebensverhältnisse, dass diese im Laufe der Zeit solchen endemischen Bevölkerungen ihren Stempel aufdrücken. Zahlreiche, wieder und wieder stattfindende konsanguine Ehen (oder extramatrimonielle Geschlechtsverbindungen zwischen Naheverwandten) vergrössern die Möglichkeit rezessive Anlagen manifest zu machen. Das Studium der familiären Krankheiten und des Erbganges von Defekten ist bei kleinen, endemischen Bevölkerungen besonders aussichtsreich. H. LUNDBORG's klassische Studien ¹⁾ beschäftigen sich, wie bekannt, mit einer Bevölkerung in Schweden an einem Orte lebend, der früher eine Insel war und noch jetzt recht isoliert liegt. Auch eigentliche Insel-Bevölkerungen waren hin und wieder der Gegenstand anthropologischer und erbbiologischer Untersuchungen verschiedener Art. Z.B. mag aus der neueren wissenschaftlichen skandinavischen Literatur an die Untersuchungen KAARLO

¹⁾ H. LUNDBORG: Medizinisch-biologische Familienforschung innerhalb eines 2232-köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden. Jena, 1913.

HILDÉN's ¹⁾ erinnert sein. HILDÉN hat die Bevölkerung der kleinen Insel Runö in der Bucht von Riga, 100 km von Riga entfernt und überaus isoliert gelegen, studiert. — Aus *Norwegen*, den *Färöer*-Inseln und *Grönland* giebt es mehrere Arbeiten auf diesem Gebiete (siehe unten).

Das *eigentliche Dänemark* bietet mit Hinsicht auf kleine, isolierte Bevölkerungen recht viele wissenschaftliche Arbeitsmöglichkeiten. In vielen Gegenden befinden sich kleine menschliche Siedlungen, welche die Naturverhältnisse (oder anderes in Verbindung damit) durch sehr viele Generationen isoliert haben. Dies sind oftmals — obschon nicht immer — die Bewohner von kleinen Inseln, deren Dänemark sehr viele hat ²⁾. Die Bewohner dieser Inseln haben, namentlich in älteren Zeiten, ihr eigenes Klein-Leben gehabt und sind nur wenig in Berührung mit der Aussenwelt gekommen. Ebenfalls findet man an verschiedenen Orten kleine, isolierte Ansiedlungen, die von Generation zu Generation in sich selbst zurückgezogen gelebt haben. F. BECKERSHAUS ³⁾ hat sicher Recht, wenn er schreibt: „Übrigens ist die Blutsverwandtschaft bei uns auf dem Lande grösser als man annimmt, denn ein Höriger war in vergangener Zeit nicht nur an sein Dorf gefesselt, nein, er war auch verpflichtet eine Frau aus dem Bereich derselben Grundherrschaft zu nehmen“. Obschon dies vielleicht nicht überall die Regel gewesen ist, hat doch ohne Zweifel die Ortgebundenheit der Landbevölkerung und der Bevölkerung der stagnierenden Kleinstädte eine grössere Konsanguinität, als oft behauptet, bewirkt.

An solchen isolierten Lokalitäten wurden die Menschen geboren, lebten, heirateten und starben ohne anderswohin überzusiedeln, oder jedenfalls nur ausnahmsweise diesen Schritt zu machen. Solche Populationen bieten deshalb in rassenbiologischer Hinsicht interessante

¹⁾ KAARLO HILDÉN: Runö, land och folk. — Zeitschrift „*Terra*“. Geografiska Sällskapets i Finland tidskrift. 1922.

KAARLO HILDÉN: Zur Kenntnis der menschlichen Kopfform in genetischer Hinsicht. — *Hereditas* Bd. VI. 1925.

KAARLO HILDÉN: Die Runö-Schweden in anthropologischer Hinsicht. — *Fennia* Bd. 47. 1926.

²⁾ ACHTON FRIIS & JOHANNES LARSEN: De Danskes Öer. Kobenhavn 1927. („Die danischen Inseln“) schätzt die Zahl der bewohnten dänischen Klein-Inseln auf ca. 100 (nebst ca. 450 unbewohnten ganz kleinen Inseln).

³⁾ F. BECKERSHAUS: Die Konsanguinität und ihre Bedeutung für die Augenheilkunde. — *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* Bd. 73. (1924 II) S. 654.

Probleme. Mit Hinblick auf alle diese Bevölkerungen hat es volle Gültigkeit, was A. B. WESSEL ¹⁾ über Finnmarken schreibt: dass die kulturelle Entwicklung mit den verbesserten Kommunikationsmitteln und die grössere Wechselwirkung zwischen den Bewohnern der verschiedenen Gegenden des Landes in steigendem Masse sich geltend machen, weshalb es dringend notwendig ist die Untersuchungen z.B. der Insel-Bevölkerungen möglichst schnell auszuführen, bevor die Verhältnisse sich all zu sehr geändert haben, und ihre nivellierende Wirkung in allzu hohem Grade aktiv geworden ist.

Die endemische Insel-Bevölkerungen Dänemarks sind nur in geringem Grade von Ärzten und Biologen studiert worden. Aus der älteren Literatur kann hier das Buch (Habilitationsschrift) von JOHANNES MYGGE ²⁾ angeführt werden, in dem u.a. die Verhältnisse auf den kleinen Inseln bei Fühnen besprochen werden. Leider ist ein Teil des eingesammelten Materials, welches vielleicht mittels modernen Methoden weiter ausgearbeitet werden konnte, vernichtet worden ³⁾. — Eine Familie einer isolierten Inselbevölkerung in Jütland ist psychiatrisch untersucht worden ⁴⁾. Sonst liegt, meines Wissens, über dieses Thema nichts in der medizinisch-biologischen Literatur vor, ausgenommen vielleicht einige sporadische Bemerkungen, welche möglicherweise in Abhandlungen über andere Fragen sich vorfinden.

— Als ich im Frühjahr 1924 als Beamter nach einer der kleinen Inseln Dänemarks übersiedelte, ward es mir bald klar, dass hier familienbiologische und demographische Untersuchungen von Interesse auszuführen seien, welche kaum von anderen Personen als

¹⁾ A. B. WESSEL: Laaghalte slegter (s. Familien mit luxatio coxae congenita) i Finnmarken. — *Tidsskrift for den norske Lægeforening*. 1918, p. 32. — In ähnlicher Richtung sprechen J. P. LORSY & W. A. GODDIJN: Voyages of exploration to judge of the bearing of hybridization upon evolution. I. South-Africa. — *Genetica*. Bd. X (1928) p. 310–11: „S. Africa offers especially good chances to study this origin of new human races; this opportunity — which will soon be lost — should be utilised without delay”. Cf. LORSY: What do we know of the descent of man? — *Genetica*. IX. 1927.

²⁾ JOHANNES MYGGE: Om Aegteskaber mellem Blodbeslaegtede med specielt Hensyn til deres Betydning for Døvstumhedens Aetiologi. København. 1879. („Über konsanguine Ehen mit spezieller Hinsicht auf deren Bedeutung für die Ätiologie der Taubstummheit”).

³⁾ Briefliche Mitteilung von Dr. MYGGE an den Verfasser.

⁴⁾ PAUL J. REITER: Et Tilfaælde til Belysning af det psychiatriske Konstitutionsproblem. (Ein Fall zur Beleuchtung des psychiatrischen Konstitutionsproblems). — *Bibliotek for Læger*. 115. Jahrg. (1923) p. 198 ff.

solchen, die auf den Insel, mitten unter der Bevölkerung, in längere Zeit wohnhaft waren, ausgeführt werden konnten. Als erster kleiner Beitrag zu solchen Untersuchungen verschiedener Art über eine kleine, isolierte Inselbevölkerung in Dänemark erscheint diese Mitteilung, welche als eine vorläufige anzusehen ist.

II

Die Insel, deren Name ich aus Diskretionsrücksichten direkt nicht nenne, ist ca. 7 km lang; die grösste Breite ist ca. 3 km. Die Bevölkerung umfasst (1927) 451 Personen, inklusive die fremden Dienstleute und die wenigen Beamten, welche kürzere oder längere Zeit sich daselbst aufhalten.

Auf dieser kleinen Insel hat die Bevölkerung Jahrhunderte hindurch ihr eigenes, stark isoliertes Leben gelebt. Namentlich in den früheren Zeiten, da die Kommunikationsmittel schlechter als jetzt waren, hat die Tendenz: sich selbst genug zu sein, sich stark auf der Insel geltend gemacht. Noch heutzutage spürt man oft diese Tendenz bei den Inselbewohnern. Namentlich die ältere Generation (viele aber auch von den jungen Leuten) betrachtet es sozusagen als ein Unglück, nach anderen Gegenden des Landes übersiedeln zu müssen oder daselbst Braut resp. Bräutigam zu holen. „Es giebt ja doch unter den Eingeborenen Mädchen (Bursche) genug!“ Konsanguine Ehen sind sehr verbreitet. Vetter-Kusine-Ehen sind dennoch hier nicht so häufig, wie sie augenscheinlich auf anderen kleinen Inseln Dänemarks sind (oder gewesen sind) ¹⁾.

Die Bewohner der Insel sind jedoch untereinander nahe verwandt. Wie z.B. auf der Insel *Bornholm* ²⁾ (in der Ostsee) gibt es auf der hier gemeinten Insel grosse, weitverzweigte (aber dennoch ziemlich gut abgegrenzte) Familien, deren Mitglieder mit mehreren anderen

¹⁾ So z.B. auf der Inseln *Anholt* und *Hjarno* (die letztere in Horsens Fjord, Jütland sich befindend), für welche Insel-Bevölkerungen in alteren Zeiten spezielle kirchliche Dispensationsregeln für die Ehen zwischen Naheverwandten Gültigkeit hatten (JOHANNES MYGGE, l.c. p. 211). -- Genauere Untersuchungen über dieses Thema hoffe ich später publizieren zu können.

²⁾ Siehe z.B. M. K. ZAHRTMANN. Slægten Bohn fra Ronne („Die Familie Bohn aus Ronne, Bornholm“). -- *Personalthistorisk Tidsskrift*. 3. R. Bd. 6. 1892. p. 265 ff., in welcher Abhandlung verschiedene Parallelen zu den hier besprochenen Verhältnissen zu finden sind

Familien der Insel durch Heirat verknüpft sind. „Die fremden“ sind verhältnismässig wenig zahlreich. Im Laufe der Zeit ist doch hin und wieder „neues Blut“ den Familien zugeführt worden. Ein besonders interessantes Kapitel sind *die Soldaten* (aus Jütland), welche in den Kriegsjahren 1807—1814¹⁾ auf der Insel stationiert waren und rassenbiologische Beeinflussung auf die Insel-Bewohner gewonnen haben, teils durch illegitime Sexualverbindungen, teils durch spätere Ehen mit Frauen der Insel.

Eine solche Insel-Bevölkerung bietet, mit Rücksicht auf familienbiologische Studien, grosse Vorteile. Die einzelnen Mitglieder der Familien verweilen oftmals ihr ganzes Leben auf der Insel; es ist also nicht notwendig Reisen zu unternehmen um Familienmitglieder, deren Untersuchung für die wissenschaftliche Forschung Bedeutung hat, aufzuspiiren. Wenn WALTER SCHEIDT²⁾ schreibt, dass „die Freizügigkeit des Städters (freie Berufe) dazu beiträgt, die mündliche Familienüberlieferung zu stören und zu unterbrechen und alle verwandtschaftlichen Zusammenhänge zu lockern, die auf dem Lande, in bäuerlichen Geschlechtern, vielfach beträchtlich engere sind, so dass dort Erhebungen schon durch blosse Umfragen häufig mehr Erfolg haben als bei den städtischen Familien“ — hat dieses in noch höherem Grade Gültigkeit für eine Bevölkerung, wie die hier untersuchte. Man findet oft, speziell bei älteren Leuten der Insel, ein staunenswertes Wissen über das Leben ihrer Vorfahren und über die Genealogie der Inselbewohner. Dasselbe hat WESSEL³⁾ unter den Lappen Norwegens gefunden und dadurch eine grosse Hilfe für seine familienbiologischen Studien (erbliche Anomalien) gehabt. Selbstverständlich muss man immer die Daten mit offiziellen Dokumenten (Kirchenbüchern etc.) verifizieren.

Schwierigkeiten und eventuelle Hindernisse bieten die Inselverhältnisse in gewisser Hinsicht jedoch auch in noch höherem Grade als anderswo. Die Inselbewohner haben ihre eigene, oft etwas sonderbare Psychologie, nicht selten etwas psychopathisch gefärbt. Ich kann nur

¹⁾ J. V. RADER: Dänemarks Krigs- og politiske Historie fra Krigens Udbrud 1807. . . Bd. I—II. København 1845—47 („Die Kriegs- und politische Geschichte Dänemarks . .“).

²⁾ WALTER SCHEIDT: Einführung in die naturwissenschaftliche Familienkunde München. 1923. p. 163. — In ähnlicher Richtung spricht ALBERT REIBMAYER: Biologische Ursachen der heutigen Landflucht. - *Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie*. Bd. VIII (1911), pag. 307. Note.

³⁾ WESSEL, l.c. pag. 12.

die Worte LUNDBORG's ¹⁾ bekräftigen, wenn er schreibt: „Wer nicht selbst erprobt hat, welche Schwierigkeiten dem Familienforscher beim Einsammeln eines brauchbaren Materiales . . . entgegenreten . . . kann sich schwerlich eine richtige Vorstellung hiervon machen“. Misztrauen kann sich gegen solche wissenschaftliche Untersuchungen hindernd stellen oder sie, jedenfalls augenblicklich, unmöglich machen. BRYN ²⁾ hat diesen Unverstand hin und wieder in seinen Untersuchungen in den norwegischen Tälern gefunden; man lehnte seine Untersuchungen als vermeintlich „zwecklos“ ab. — Diskreptionsrücksichten können sich für den, mitten in der Bevölkerung lebenden Untersucher, stark geltend machen und ein Hindernis darbieten. Es kommt noch hinzu, dass sich in solchen entfernten Gegenden technische Schwierigkeiten in der Ausführung der Untersuchungen entgegenstellen (Mangel an instrumentellen Hilfsmitteln, Laboratorium u.s.w.).

Ein Problem, welches verhältnismässig leicht zum Gegenstand einer kleinen Untersuchung gemacht werden konnte, sind die *hereditären Farbensinn-Anomalien der Insel-Familien*. Eine direkte Aufforderung des Kopenhagener Augenarztes, Dr. med. AAGE MEISLING hat dazu beigetragen, dass die Untersuchung eingeleitet wurde. Auch dem Kopenhagener Augenarzte Dr. med. HARALD LARSEN bin ich für Ratschläge während des Arbeitens zu Dank verpflichtet. Auch die Natur dieser Anomalien wirkte anregend. Es ist mehrmals ³⁾ — und mit vollem Rechte — hervorgehoben worden, dass die Anomalien des Sehorgans ein dankbares Objekt für Erblichkeitsuntersuchungen darbieten, und gerade eine solch kleine, endemische Bevölkerung, wie die vorerwähnte, wirkte stark anregend zum Arbeiten mit den hereditären Farbensinn-Anomalien, deren Vorkommen bei isolierten Bevölkerungen in Dänemark noch nicht untersucht worden ist. Eine

¹⁾ H. LUNDBORG l.c. pag. XII, pag. 25 — LUNDBORG musste seine Untersuchungen in gewissen Richtungen an die *Schulkinder* einschränken

²⁾ BRYN, Selbu og Tydalen — *Norsk Vidensk. Selskabs Skrifter. I. mat. naturv. Klasse No. 5* (1921).

³⁾ Siehe z.B. GUSTAV DODERLEIN, Über die Vererbung von Farbensinnstörungen. — *Arch. f. Augenheilk.* Bd. 90. (1922) p. 43: „Groszen Raum unter den beim Menschen uns bekannten vererbten Abnormitäten nehmen die Anomalien des Sehorgans ein, und unter diesen wieder sind unserer Beobachtung am leichtesten zugänglich die angeborenen Störungen des Farbensinnes“. Cf. INGOLF SCHIOTZ: Colour Blind Females. The inheritance of colour-blindness in man. — *The British Journal of Ophthalmology* Aug. Sept. 1920.

nähere Untersuchung der feineren Einzelheiten hat jedoch durch die Insel-Verhältnisse so grosse Schwierigkeiten dargeboten, dass ich vorläufig meine Aufgabe etwas einschränken musste. — Ich habe mit ISHIHARA's pseudoisochromatische Tafeln (4. Ausgabe, Tokio. 1924) gearbeitet. Diese Tafeln bieten bedeutende Vorteile im Vergleich zu früheren Hilfsmitteln zur Diagnostizierung der Farbensinn-Anomalien. Mit den Tafeln von ISHIHARA ist es, wie bekannt, in kürzester Zeit (einige Minuten oder noch weniger) möglich sich über den Farbensinn eines Probanden zu orientieren. Wenn eine Schwierigkeit sich einstellt, wie z.B. Mangel an Verständnis beim Probanden oder sein offener Widerwille gegen die Probe, ist es trotzdem möglich die Untersuchung gleichsam spielend durchzuführen. Oft kann man die ganze Sache *en passant* während einer gleichgültigen Unterhaltung ausführen, ohne dass der Proband entdeckt, was geschieht. Natürlich ist es ein Vorteil, wenn der Untersuchte sich der Konstatierung seiner eventuellen Farbenuntüchtigkeit nicht bewusst wird und somit dies auch nicht übel auffassen kann. Es dürfte praktisch sein, die Untersuchung bei den Schulkindern zu beginnen. Es macht bei diesen selten Schwierigkeiten. Der Lehrer muss im Voraus gebeten werden sich in den Gang der Untersuchung nicht mit „korrigierenden“ Bemerkungen zu mischen, welche das Resultat möglicherweise beeinträchtigen oder kompromittieren könnte. Das Resultat der Untersuchung soll am besten den Probanden nicht mitgeteilt werden. Man schliesst (ebenso als wenn es sich z.B. um eine Intelligenz-Untersuchung (BINET-SIMON-BOBERTAG oder desgl.) gehandelt hätte) mit einer neutralen Bemerkung: „Danke schön — sehr gut!“

Die pseudoisochromatischen Tafeln STILLING's sind in einigen wenigen Fällen benutzt worden. Ich habe jedoch den Gebrauch dieser Tafeln bei dieser Bevölkerung als weniger zweckmässig aufgegeben.

Die Stammtafeln (und überhaupt die umfassenden Familien-Untersuchungen, welche nur teilweise in den hier beigelegten Stammtafeln zum Ausdruck kommen) sind auf Grundlage der hiesigen Kirchenbücher ausgearbeitet worden. Besonders wertvoll sind die älteren Kirchenbücher mit ihren reichlicheren Notizen über die einzelnen Personen (Todesursachen, speziell wenn diese etwas besonders waren: Selbstmord, Opfer einer Epidemie o. dergl., kürzere oder längere Charakteristiken, Konfirmations-Zeugnisse u.s.w.). Die dani-

schen Kirchenbücher der neueren Zeit sind für die Familienforschung leider von viel geringerem Werte, weil sie heutzutage nur das Skelett der offiziellen Daten enthalten. Ihrer Genauigkeit wegen sind sie dennoch wertvolle Quellen für die genealogische und damit auch für die familienbiologische Forschung. Übrigens ist die Bedeutung der Kirchenbücher mehrmals in der einschlägigen Literatur hervorgehoben worden ¹⁾.

III

Nachdem die ersten wissenschaftlichen Mitteilungen über die „Farbenblindheit“ am Schlusse des 18. Jahrhunderts publiziert worden sind — im Jahre 1777 wurde zum ersten Male ein Fall von „Farbenblindheit“ beschrieben; der Chemiker DALTON hat 1794 seine eigene Farbensinn-Anomalie beschrieben — ist eine umfassende Literatur ²⁾ über diese Frage veröffentlicht worden. Aber erst als HOLMGREN festgestellt hatte, dass die Eisenbahnkatastrophe von Lagerlunda (Schweden) 1875 durch die Farbenblindheit eines Lokomotivführers verursacht worden war, ist das Studium der Farbensinn-Anomalien in den Vordergrund getreten ³⁾.

Obschon so viele Untersuchungen vorgenommen worden sind, kann doch die Farbenblindheitsfrage noch nicht als vollständig beleuchtet und als ausdebattiert betrachtet werden. Noch heutzutage wird über diese Frage in der wissenschaftlichen Literatur debattiert, und noch

¹⁾ Siehe z.B. H. LUNDBORG, l.c. und derselbe Verf. in: *Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie* 1922, pag. 324 — Von BRUNO FLEISCHER (Untersuchung von sechs Generationen eines Geschlechtes auf das Vorkommen von myotonischer Dystrophie und anderer degenerativer Merkmale. — *Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie*. XIV (1922) p. 13 ff.) wird die Bedeutung des Zusammenarbeitens mit dem Pfarrer und Kirchenbuchführer, welche im Laufe der Zeit eingehende persönliche Kenntnisse über die Bewohner der kleinen Orte erworben haben, hervorgehoben. — Auch JOHANNES MYGGE, l.c. weist auf die Bedeutung der Kirchenbücher für die familienbiologische Forschung hin.

²⁾ Eine zusammenfassende (auch historische) Darstellung mit beigefugter Bibliographie gibt JULIA BELL: *Colour Blindness*. With plates XXVII—XLI and Frontispiece Portrait of John Dalton, Pedigrees 367—602. Cambridge 1926. (*Eugenics Laboratory Memoirs XXIII*). — LUCIEN HOWE: *A Bibliography of Hereditary Eye Defects* (*Bulletin No. 21 from The Eugenics Record Office, Washington*. 1921) war mir nicht zugänglich.

³⁾ Cf. z.B. die Biographie von HOLMGREN in: *Uppsala Läkareförenings Förhandl. Ny följd*. Bd. III (1897—98), p. 221 ff.

bis in die jüngste Zeit bringen u.a. die Zeitschriften Abhandlungen über die Theorie der Farbenblindheit ¹⁾, ihre Statistik ²⁾, ihre Erblichkeitsverhältnisse ³⁾ und die in der Praxis brauchbarsten Untersuchungsmethoden. Nach und nach im Gang der Forschungen und als Folge der verbesserten Untersuchungsmethoden hat es sich, wie bekannt, gezeigt, dass „Farbenblindheit“ mehrere Probleme umfasst und ein etwas komplizierteres Phänomen ist, als früher angenommen wurde, wenn man mit „Daltonismus“ oder „Farbenblindheit“ als Sammelbegriff operierte. Die Erblichkeitsverhältnisse bei Farbensinn-Anomalien wurden, wie bekannt, von HORNER ⁴⁾, 1876, in ihren Hauptzügen konstatiert. HORNER fand, als Vererbungsregel bei „Daltonismus“, dass Frauen, welche selbst nicht farbenblind waren, den Defekt der *männlichen* Nachkommenschaft vererben. Die exacte Erblichkeitsforschung unserer Zeit hat bekanntlich die Erklärung gegeben, dass „Farbenblindheit“ ein Beispiel rezessiver, geschlechtsgebundener (X-gebundener) Vererbung ist. Zahlreiche Untersuchungen ⁵⁾ haben dieses bestätigt. Hiermit ist aber die Frage von der Vererbung der „Farbenblindheit“ noch nicht zu einer defi-

1) Siehe u.a. M. TSCHERNING & HARALD LARSEN: Colour Vision and its Anomalies. -- *Acta ophthalmologica*. Vol. IV. Copenhagen (1927). Cfr. HARALD LARSEN: Undersøgelser over Farvesansen (Unters. u. d. Farbensinn) (Disp.) 1921.

2) Aus Skandinavien liegt vor: INGOLF SCHIOTZ: Militar lægernes Fællesforskningsopgave 1920. Rekrutters Farvesans. („Farbensinn-Untersuchungen bei Rekruten) *Norsk Tidsskrift for Milætarmedicin*. 1922. — H. BLICH HOLST: Om farveblindhet. En Statistik. *Tidsskrift for den norske lægeforening*. 1926. — H. C. HANSEN & HENRY OLSEN: Om Farveblindhed hos Aandsvage. *Nordisk Tidsskrift for Abnormitætsenet*. 1928 (Über Farbenblindheit bei Geistesschwachen). Ferner: Beretning om det københavnske Borger- og Almueskolevæsens Tilstand for Aaret 1925-26. (Bericht u. d. Zustand des Kopenhagener Bürgerschulwesens...)

3) Die neuesten Abhandlungen von GUNTHER JUST (Zur Vererbung der Farbensinnstufen beim Menschen. *Arch. f. Augenheilk.* Bd. 96 (1925) p. 406 ff.) und GEORG H. M. WAALER (Über die Erblichkeitsverhältnisse der verschiedenen Arten von angeborener Rotgrünblindheit. *Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre* Bd. 15 (1927) p. 279 ff.) mit der hier zitierten Literatur führen mitten in die mit der Vererbung von „Farbenblindheit“ verknüpften neuen Probleme, welche ein prinzipielles Interesse für die menschliche Erblichkeitsforschung haben.

4) HORNER: Die Erblichkeit des Daltonismus. Ein Beitrag zum Vererbungsgesetz. *Ämtlicher Bericht über die Verwaltung des Medizinalwesens des Kantons Zurich vom Jahr 1876*. — HORNER's Stammtafel bei JULIA BELL, l.c. (1926) korrekt wiedergegeben (Tafel XL. No. 5 u).

5) JULIA BELL l.c. hat 235 (grössere und kleinere) Stammtafeln gesammelt und deren Befunde diskutiert. Leider sind die meisten Untersuchungen mit veralteten Untersuchungsmethoden durchgeführt worden und deshalb, wie auch von J. BELL hervorgehoben, für die heutige Erblichkeitsforschung weniger wertvoll.

nitiven Lösung gebracht. „Wenn ¹⁾ die Erblchkeitslehre bisher von „Vererbung der Farbenblindheit“ sprach, so sind hier ausschliesslich Beobachtungen an Rotgrünblinden zugrunde gelegt“. Jetzt ist es aber möglich verschiedene Typen (mindestens vier) von Farbensinn-Anomalien zu unterscheiden, und die moderne Familienforschung mit Rücksicht auf „Farbenblindheit“ hat die Aufgabe zu untersuchen, ob diese (mindestens) vier Typen von Farbensinn-Anomalie ihr Auftreten an vier verschiedene Gene verdanken, nebst Klarlegung der damit verknüpften Fragen. Es ist erst in den späteren und spätesten Jahren, dass man in dieser Weise Farbensinn-Untersuchungen in genetischer Hinsicht getrieben hat ²⁾. Um solche Untersuchungen vollständig durchführen zu können, ist es u.a. notwendig über Instrumenten zu verfügen, welche mir nicht zugänglich waren. Unter den recht primitiven wissenschaftlichen Arbeitsverhältnissen auf der Insel ist es jedoch möglich *etwas* zur modernen Farbenblindheitsforschung beizutragen. Genaue Familien-Untersuchungen mit Unterscheidung jedenfalls zwischen Deutanopie und Protanopie ³⁾ lassen sich auch unter Inselverhältnissen durchführen und bilden u.a. eine Basis für künftige Untersuchungen, welche vermeintlich nicht ohne Wert ist.

Neben meinem Hauptzwecke: die familienbiologischen Verhältnisse in einer kleinen endemischen Bevölkerung zu beleuchten, ist es daher meine Absicht gewesen zum Studium der Erblchkeitsverhältnisse bei „Farbenblindheit“ einen bescheidenen Beitrag zu leisten. — Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, dass eine fortgesetzte, aufmerksame Beobachtung einer endemischen Bevölkerung wie die hier untersuchte Inselbevölkerung, Kombinationen finden lässt, welche in bedeutender Weise die Erblchkeitsverhältnisse bei Farbensinn-Anomalien beleuchten ⁴⁾. Die Übersichtbarkeit der Familien und die Ortgebundenheit derselben vermehren in dieser Hinsicht die Möglichkeiten.

¹⁾ DODERLEIN, L.C. (1922) p. 44.

²⁾ GUSTAF F. GÖTHLIN: Några resultat av en släktforskning angående „färgblindhet“. - - *Psyke*. 11. Jahrg. 1916. — *Derselbe* Congenital red-green abnormality in colour-vision, and congenital total colour-blindness from the point of view of heredity. --- *Acta ophthalmologica* II (1924).

DODERLEIN, L.C. (1922) gibt ein Stammbaum („wohl die erste (Stammtafel) seiner Art“) über eine Familie, welche mit modernen Untersuchungsmethoden untersucht worden ist.

³⁾ Protanopie - Rotblindheit; Deutanopie - Grünblindheit

⁴⁾ WAALER, L.C. (1922) p. 330—31 deutet auf solche Wünsche hin.

Ich schreite jetzt an meine *eigenen Untersuchungen* heran.

Trotz mannigfacher Anstrengungen ist es mir bisher nicht gelungen *alle* die Bewohner der Insel mit Rücksicht auf Farbensinn zu untersuchen. Einige wenige Bewohner, besonders junge Burschen, muss man bis auf weiteres aufgeben. Dagegen habe ich die Gelegenheit gehabt nicht wenige, anderswo wohnende Personen zu untersuchen, welche entweder selbst auf der Insel geboren sind, oder deren Familien aus der Insel stammen. Es bietet sich günstige Gelegenheit die hereditären Verhältnisse eines Defektes durch weitere Verzweigungen einer Familie zu verfolgen wenn der Insel Entstammende zu kurzem Aufenthalte (Familienbesuch, Ferien u. dergl.) die Insel besuchen.

Laut dem Bevölkerungs-Register („Folkeregisteret“) wohnten, April 1927, auf der Insel: 451 *Personen*.

Von diesen waren

Auf der Insel geboren	365
Anderswo geboren	86
Summa	451

Alle diese 86 anderswo geborene Personen können aber in dieser Hinsicht nicht als „fremde“ gerechnet werden. Die Zahl umfasst z.B. Kinder von Inseln-Bewohnern, welche in den frühesten Jahren ihrer Ehe ausserhalb der Insel gewohnt haben, später aber mit Familie zurückgezogen sind. Solche Kinder, deren Eltern entweder beide oder deren Vater oder Mutter auf der Insel, als Mitglied einer endemischen Insel-Familie, geboren sind, und welche jetzt auf der Insel wohnen, habe ich als „gute“ Insel-Bewohner gerechnet, obwohl sie „zufällig“ anderswo geboren sind. — Meine Kartothek über die untersuchten Personen umfasst (Oktober 1928) 352 Personen, welche auf der Insel wohnen, und welche entweder daselbst geboren sind oder aus anderen Gründen als „Insel-Bewohner“ gerechnet werden müssen, obwohl sie eventuell anderswo geboren sind. Dagegen sind die Personen, welche auf der Insel aus fremden Eltern geboren sind und daselbst wohnen z.B. als Kinder von den Beamten der Insel, nicht mitgerechnet worden. Eine gewisse Willkürlichkeit in der Umgrenzung des Begriffes „Insel-Bewohner“ konnte nicht umgangen werden. Bei diesen 352 mit Rücksicht auf Farbensinn-Anomalien untersuchten Personen, welche die Mehrzahl der eigentlichen, für Untersuchung geeigneten Inselbewohner umfassen, verteilen sich die Anomalien folgendermassen:

Protanope Männer	14 oder 3.98 %
Deutanope Männer	6 oder 1.70 %
Summa:	20 oder 5.68 %

Ausserdem wurde ein vielleicht (? — siehe pag. 474) total farbenblinder Mann gefunden; dagegen *keine farbenblinde Frauen*.

Als erstes Resultat dieser Untersuchung lässt sich somit konstatieren, dass die Insel, jedenfalls z.Z., kein „Farbenblindheits-Nest“ ist, so wie es in einigen Orten Norwegens der Fall ist ¹⁾. Die Möglichkeit war immerhin nicht ausgeschlossen, dass man, als Folge der vielen konsanguinen Ehen zwischen den Inselbewohnern, eine ungewöhnlich *grosse* Zahl von Farbensinn-Anomalien finden konnte. Eine einzige (oder ganz wenige) farbenblinde Frauen, welche sich auf der Insel befanden, könnten unter geeigneten Umständen den Defekt weit in den Familien verbreiten. BLICH-HOLST (l.c. 1922) berührt diese Möglichkeit in seinen Untersuchungen. Dieses ist aber hier auf der Insel nicht geschehen. — Auch das Gegenteil: dass man äusserst *wenige*, vielleicht gar keine Farbensinn-Anomalien auf der Insel fände, wäre eine Möglichkeit, welche theoretisch nicht ausgeschlossen werden konnte. Gewisse Lokalitäten (Täler u.a.) in Norwegen scheinen (jedenfalls was den Rekruten angeht) ganz oder beinahe von Farbenblindheit frei zu sein ²⁾. Im Hinblick auf den Vererbungsmodus des Defektes ist es jedoch nicht ausgeschlossen, dass man an denselben Orten sogar zahlreiche Fälle von Farbenblindheit finden könnte, wenn die nächste Generation untersucht wurde.

Es wäre interessant zu untersuchen, wie andere isolierte Bevölkerungen in Dänemark — und anderswo — sich in dieser Hinsicht verhalten. Es liegt hier eine noch nicht gelöste ³⁾ Aufgabe für einen wissenschaftlich interessierten Orts-Arzt oder dergl. vor — eine Auf-

¹⁾ H. BLICH-HOLST l.c. (1926) und INGOLF SCHIÖTZ, l.c. (1922). -- Speziell BLICH-HOLST beschäftigt sich eingehend mit dem, innerhalb der einzelnen norwegischen Militärdistrikten stark variierenden prozentuellen Vorkommen von „Farbenblindheit“.

²⁾ BLICH-HOLST, l.c. (1926).

³⁾ Weder aus *Gronland* noch aus den *Färöer*, deren isolierte Bevölkerung Gegenstand einiger (medizinischer u.a.) Untersuchungen gewesen ist, liegt noch kein Material betreffend die Häufigkeit von Farbensinn-Anomalien vor. Andere hereditäre Augenleiden dagegen sind in diesen Bevölkerungen etwas eingehender untersucht worden. (R. H. RASMUSSEN: Om Blindhed og Øjensygdom paa Færøerne (Über Blindh. u. Augenkrankh. auf d. F.) *Bibliotek for Læger*. Bd. 118. (1926) p. 536 ff. — P. BORRESEN: Om Forekomsten af Glaucom og Blindhed i Gronland. — *Ugeskrift for Læger*. København 1926. p. 194—195.

gabe, welche nicht ohne praktische Bedeutung ist, wenn die untersuchte endemische Bevölkerung z.B. eine Inselbevölkerung ist, welche junge Männer an die Marine abgibt.

Die Fälle von Farbensinn-Anomalien, aus der Insel herrührend, umfassen *keine Zwillingspaare*.

— Eine Beobachtung von praktischer Bedeutung darf hier erwähnt sein. Unter den Protanopen der Insel befinden sich zwei Brüder (Tafel II. ♂ IV 16, 17), welche beide seit ihren jüngeren Tagen dem Seemannsberuf angehören, und welche jetzt zusammen ein kleineres, eigenes Schiff führen, womit sie, in der Regel ganz allein, recht stark befahrene Gewässer besegeln. Früher haben sie die Farbensinnproben (wahrscheinlich die farbigen Wollproben von HOLMGREN oder ähnliche) bestanden. Man kommt daher in die etwas peinliche Situation, welche auch andere Untersucher ¹⁾ erlebt haben, die frühere Untersuchung desavouieren zu müssen. Der Fall dieser zwei farbenuntüchtigen Schiffer, sowie auch einige andere Fälle, in welchen Bewohner aus der hier besprochenen Insel im Militärdienst als farbentüchtig erklärt worden sind, obschon sie notorisch anomalen Farbensinn haben (Dichromaten sind), bestätigt also die öfters wiederholte Aussage von verschiedenen Verfassern ²⁾, dass die älteren Proben unzulänglich sind und keine hinlängliche Sicherheit bieten. Man muss mindestens eine Probe mit pseudo-isochromatischen Tafeln fordern, am besten die Tafeln von ISHIHARA.

Von verschiedenen Seiten ³⁾ wird hervorgehoben, dass Seefahrts-

¹⁾ H. BLICH-HOLST, l.c. (1926). „Es ist nicht angenehm einem Seemann, welcher vielleicht viele Jahre zur See gefahren ist, sagen zu müssen, dass er farbenuntüchtig sei, und dass die früheren Atteste nicht korrekt seien“. Vgl. auch INGOLF SCHIÖTZ: Farvesansprover og farvesansundersökelse („Farbensinnproben u. Farbensinnuntersuchungen“). *Tidsskrift f. d. norske lægeforening* 1919. Ferner: INGOLF SCHIÖTZ, l.c. (1922).

²⁾ Aus der skandinavischen Literatur kann aus *Norwegen* zitiert werden: HARALD G. A. GJESSING in *Tidsskrift for d. norske lægeforening* (1924) p. 197 ff. (Naar skal vi bli kvit HOLMGREN's og DAAE's farveblindhetsprover ved undersökelse av sjomands farvesans? (Wann sollen wir die Farbenblindheitsproben von H. u. D. verlassen?) — Aus *Schweden*: A. E. BASTMAN: Nye forslag til organisation for farvesansproving (Neue Vorschläge zur Organisation von Farbensinnprüfungen) *Hygiea* 1917. — Ein Ausschuss zur Vorbereitung einheitlicher Farbensinnprüfungen für die *nordischen Länder* wurde, laut Vorschlag von Dr. AAGE MEISLING, bei dem 5. Nordischen Ophthalm. Kongresse in Stockholm 1921 gebildet. Ein Vorschlag wurde ausgearbeitet und bei dem 6. Nordischen Ophthalm. Kongresse in Kopenhagen 1925 abgegeben. (Briefliche Mitteilung, 1.1. 1929, von Dr. med. AAGE MEISLING).

³⁾ BLICH-HOLST, l.c. (1926): „Wir haben auch hier in Norwegen Schiffahrtsunfälle welche durch Farbenuntüchtigkeit bei Seeleute verursacht sind“. — Cf. HANS OLOFF

unfälle auch aus der neueren Zeit, verursacht durch farbenuntüchtige Schiffsführer nicht unbekannt sind. Bei dem steigenden Verkehr wird es daher immer notwendiger die grösste Sicherheit mit den besten Untersuchungsmethoden zu schaffen. Auch was ich unter den Schiffsleuten der Insel fand, deutet in dieser Richtung.

IV

Unter den sechs auf der Insel gefundenen Deuteranopen kann eine kleine Gruppe gleich abgesondert werden. Sie illustriert (T a f e l I ♂ III 28, V 3), in welcher Weise die Inselbevölkerung mit Farbensinn-Anomalien belastet werden kann durch Personen, welche in jüngster Zeit eingewandert sind und die Anomalie in die Insel-Familien durch (legitime oder illegitime) Sexualverbindungen einführen. Der deuteranope Mann III 28 ist vor ungefähr 30 Jahre auf die Insel übergesiedelt und daselbst mit ♀ III 27, welche in dieser Hinsicht ohne Belastung ist, verheiratet. Zwei von ihren drei Kindern, alle Töchter, IV 19, 21, habe ich untersuchen können; IV 21 ist jedenfalls phänotypisch ohne Farbensinn-Anomalien; sie ist noch unverheiratet. Die Tochter IV 19 muss Konduktor für Deuteranopie sein. Mit einem farbensinn-normalen Manne, nicht Inselbewohner, verheiratet hat sie 5 Kinder geboren. Der älteste Sohn, V 3, ist Deuteranop wie der Grossvater mütterlicherseits. Die vier anderen Kinder (1921 bis 1926 geboren) sind noch zu jung um untersucht zu werden. — Die beiden betreffenden Deuteranopen, Tafel I ♂ III 28 und V 3 (mit Familie) sind übrigens schon wieder aus der Insel ausgewandert und haben deshalb wahrscheinlich in der Zukunft keine dauernde Bedeutung für die Erbmasse der Inselbewohner.

Grössere Interesse in genetischer und demographischer Hinsicht erwecken die farbenblinden Mitglieder der alten, endemischen Insel-Familien.

Öfters ist es — und mit Recht — hervorgehoben worden, dass Erblichkeitsuntersuchungen bei Menschen schwierig sind, u.a. weil

Die Untersuchung angeborener Farbensinnstörungen. (*Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* LXXII (1924) I pag. 604: „Immerhin bietet die Geschichte Beispiele genug, wo durch Farbenuntüchtigkeit des verantwortlichen Führers schwere Unglücksfälle hervorgerufen worden sind . . .“. Und mehrere Unglücksfälle sind nur im letzten Augenblicke abgewendet worden, weil ein Farbensinn-Normaler in die Handlung des farbenuntüchtigen Führers eingegriffen hat.

die Kinderzahl der einzelnen Familien in der Regel niedrig oder doch verhältnismässig gering ist. Dazu kommt vor allem, dass das Experiment (Kreuzungen mit einem bestimmten Ziel vor Auge) selbstverständlich ausgeschlossen ist. Umfassende, genaue genealogische Untersuchungen können einigermassen das Experiment ersetzen, wie verschiedene Verfasser ¹⁾ mit Rücksicht auf die Funktion des Auges betont haben. Was die hier untersuchte Bevölkerung betrifft, ist die Sachlage etwas günstiger als in so vielen anderen Fällen. Heute ist zwar die Zahl der Geburten auf der Insel überaus niedrig. (Später komme ich hoffentlich ausführlicher auf diese, in mehreren Hinsich-

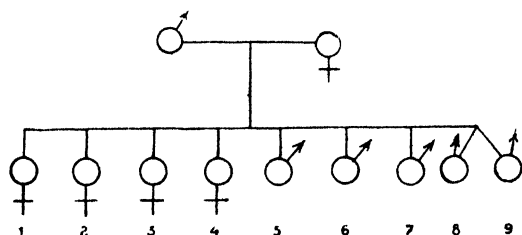


Fig. 1.

ten wichtige und interessante Frage zurück). In früheren Zeiten war es aber ganz anders. Grosse Kinderscharen waren in den Ehen nichts ungewöhnliches. Die Geburten hörten da-

mals oft erst auf, wenn das Klimakterium ihnen eine absolute Grenze setzte. Fig. 1 zeigt eine solche Familie, welche keine Ausnahme ist. Die Kinderreihe des betreffenden Ehepaares (1808 und 1809 geboren) beginnt mit einer Totgeburt 22. Januar 1835. Dann folgt, Decbr. 1835, noch ein Kind, und die Reihe schliesst 1854 mit einem nicht lebensfähigen Zwillingsspaar. — Es kommt hierzu, dass mehrfache Ehen (resp. extramatrimoniale Verbindungen) oft sogar recht zahlreiche *parallele Deszendenz-Reihen*²⁾ hervorgebracht haben. Aus diesen Gründen findet man auf unserer Insel ziemlich reichliches Vergleichsmaterial für Vererbungsstudien bei Menschen. Wenn z.B. eine Frau sich mehrmals mit Männern verheiratet, welche ihrerseits auch mehrmals verheiratet waren, kann man gewissermassen sagen, dass dieses an Stelle des Experiments tritt, natürlich mit der — zwar sehr wichtigen — Einschränkung,

¹⁾ Siehe z.B. GUSTAV DODERLEIN, l.c. (1922) p. 49.

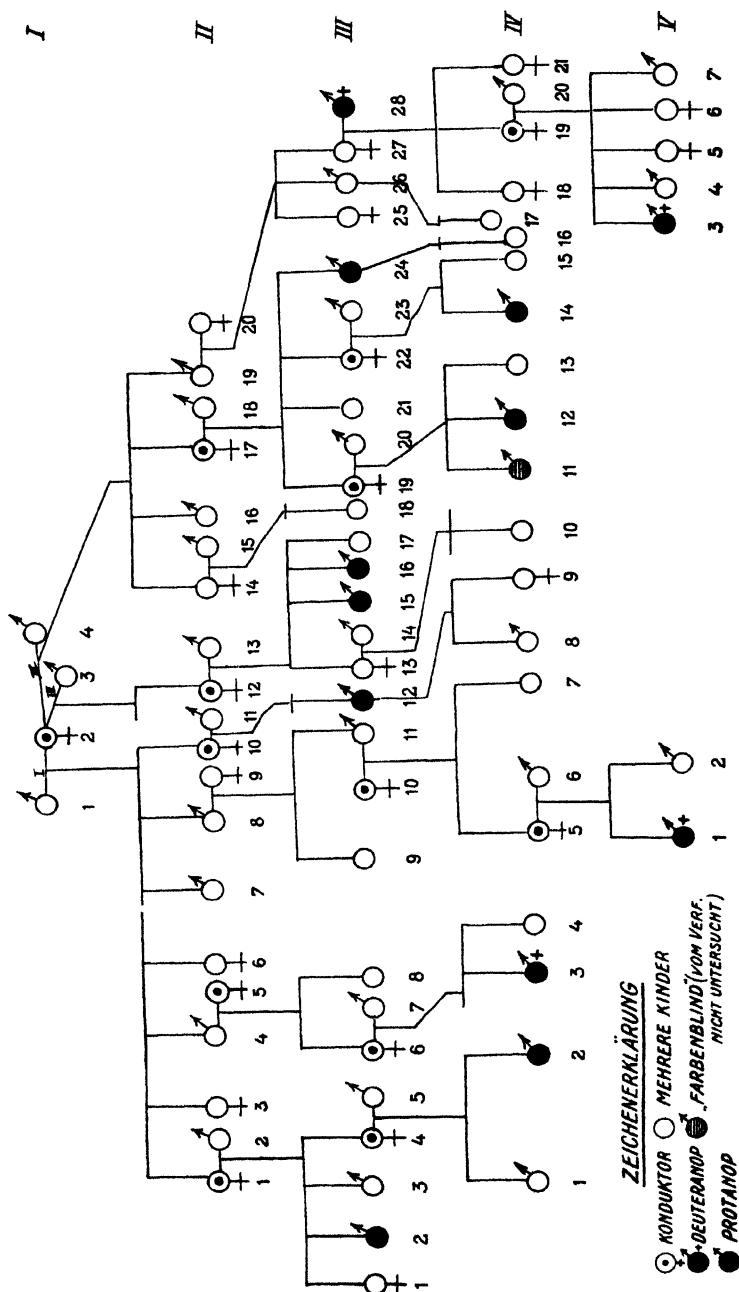
²⁾ Über die wissenschaftliche Bedeutung solcher paralleler Geschwister-Reihen siehe z.B. R. HESSBERG (*Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* 47. Jahrg.), zitiert von GUSTAF F. GÖTHLIN: Congenital red-green-abnormality in colour-vision. *Acta ophthalmologica*. 11 (1924) p. 18.

dass es nicht in der Macht des Beobachters steht die Richtung des Experiments (die Kombination der Genotypen) zu beeinflussen. Mit Hinblick auf Farbensinn-Anomalien findet man auf der Insel jedenfalls *eine* Gruppe von solchen parallelen Deszendenz-Reihen, welche die für die betreffenden Anomalien geltenden Erblichkeitsverhältnisse ganz gut illustrieren.

Tafel I (S. 475) giebt eine solche Familie. Der Ausgangspunkt ist eine im Jahre 1798 auf der Insel geborene Frau. Sie war dreimal verheiratet. Die Farbensinn-Verhältnisse von den aus diesen drei Ehen hervorgehenden Kindern sind nicht direkt bekannt. Dagegen findet man in der 3., 4. und 5. Generation *Protanopen* und *Deutanopen*. Ausserdem habe ich einen alten Mann (Tafel I ♂ III 2) gefunden, welcher gar keinen von der ISHIHARA'schen Tafeln lesen kann, weshalb ich ihn früher für total farbenblind angesehen habe. Er zeigt aber von den für total-farbenblinde als charakteristisch angesehenen Symptomen keinen Nystagmus und keinen Lichtscheu. In seinen jüngeren Jahren hat er zur See gefahren und hat, seiner eigenen Aussage nach, im Signaldienst gutes geleistet. Seine (nicht farbenblinde) Schwester erzählt jedoch, dass sie sich in jüngeren Tagen oft über den Mangel an Farbenunterscheidungsvermögen ihres Bruders amüsiert hat. Er konnte z.B. die rote Farbe der Strümpfe der Schwester nicht erkennen, u.s.w. — Möglicherweise ist dieser Mann ein *Protanop* von dem Typus, welchen WAALER¹⁾ erwähnt, und welcher ausnahmsweise die ISHIHARA'schen Tafeln gar nicht lesen kann. In dieser Richtung deutet auch seine genealogische Abstammung. Nimmt man an, dass die Frau I 2 Konduktor für Protanopie gewesen ist, so lassen sich die Ergebnisse der Untersuchung für Farbensinn-Anomalien in dieser Familie zwanglos erklären. Die Frauen (Töchter) II 1, 10, 12 und 17 waren Konduktoren für Protanopie, und in der 3. Generation findet man *Protanopen* in allen drei parallelen Deszendenzreihen (III 2, 12, 15, 16 und 24), welche Fälle von Protanopie alle der gleichen genetischen Herkunft sind, und zwar von der Frau I 2 herzuleiten sind.

In der IV. Generation liegen die Verhältnisse scheinbar ganz anders, indem sich bei den Mitgliedern dieser Generation mehrere Fälle von Protanopie und ein Fall von *Deutanopie* neben einander finden, niemals jedoch bei *Brüdern* beobachtet werden. Der deutanopie Mann, Tafel 1. IV 3, hat, wie eine genauere Nachforschung ergibt,

¹⁾ WAALER, l.c. (1927) pag 312.



Tafel I.

seine Anomalie von einer, auf die Insel eingewanderten, ca. 1795 geborenen Frau ererbt. Fig. 2 zeigt dieses en detail. Diese Frau hat durch weibliche Nachkommen in zwei Generationen ihre Anlage für Deuteranopie weitergegeben, bis diese in der dritten Generation zum Vorschein kam. Die Frauen Fig. 2 I 2 und Fig. 2 II 1 können ebensowenig wie ihre Männer farbenblind gewesen sein, was die genealogische Forschung und die unter den jetzt lebenden Mitgliedern der Familie vorgenommenen Untersuchungen auf Farbensinn-Anomalien zeigen.

Der Fall von Deuteranopie, Tafel 1, ♂ IV 3, ist deshalb von ganz anderer genetischer Herkunft als die Protanopen (Tafel 1, ♂ IV 2 (11?) 12, 14) in dieser Generation.

In der fünften Generation ist bisher nur Deuteranopie nachgewiesen worden: Es wurde oben (S. 472) gezeigt, dass der deuteranope Knabe (Tafel I ♂ V, 3) seine Anomalie dem zur Insel eingewanderten Grossvater mütterlicherseits verdanken kann. — Der Deuteranop, Tafel I ♂ V 1 hat seine Anomalie von einer Frau (Fig. 3, ♀ I 2) geerbt, welche auf einer Nachbar-Insel 1822 geboren ist und sich mit dem Urgross-

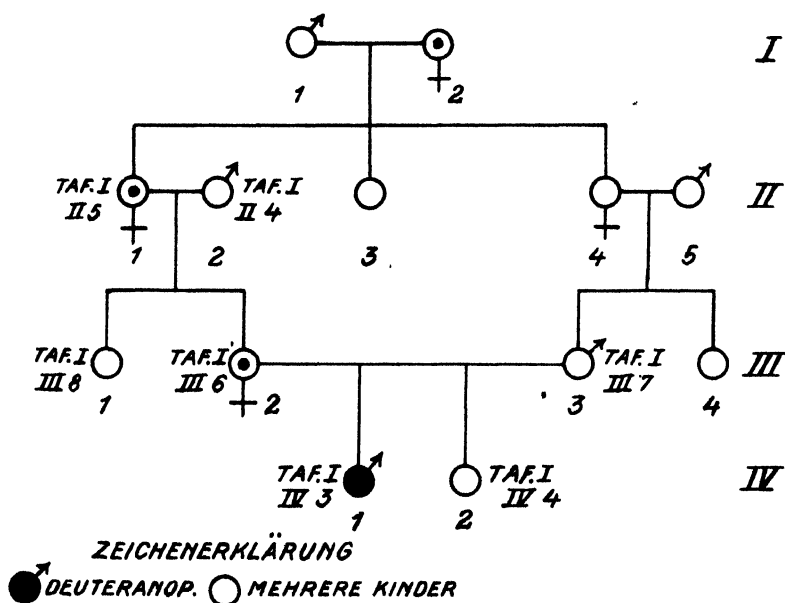


Fig. 2.

vater mütterlicherseits des ♂ V 1 verheiratete. Fig. 3 zeigt dieses ausführlicher. Durch weibliche Konduktoren in zwei Generationen hat die eingewanderte Frau, Fig. 2, I 2, ihre Anomalie weitergegeben, bis endlich in der 3. Generation die Bedingungen für manifeste Deuteranopie bei dem Knaben, Fig. 2, IV 1, vorhanden waren. Diese beiden Deuteranopen, Taf. I ♂ V 1 und 3, sowie der Deuteranop, Taf. I ♂ IV 3, sind also ohne genetischen Zusammenhang mit der Protanopie, die bei verschiedenen Mitgliedern der von der Frau, Tafel I ♀ I 2, stam-

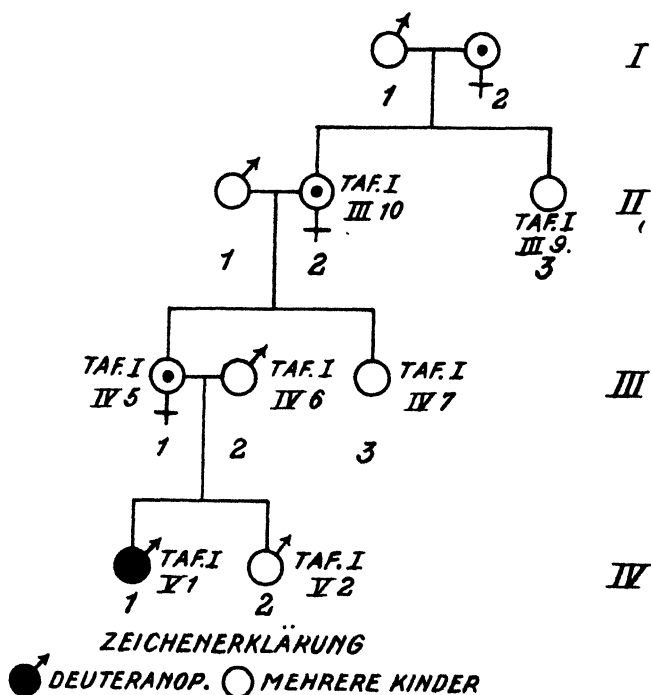


Fig. 3.

menden Familie in den Generationen III und IV gefunden ist. — Dass die Frauen Fig. 3, I 2, II 2 und III 1 nur Konduktoren waren zeigt die Familienuntersuchung.

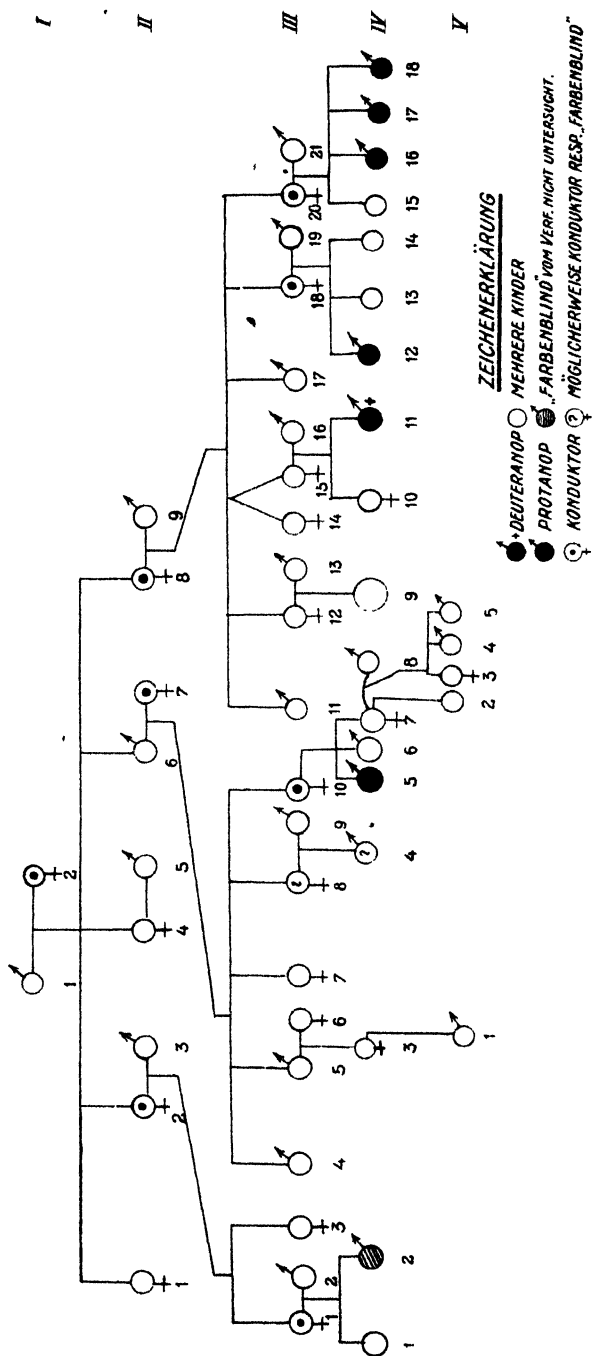
Tafel II (S. 479) zeigt eine andere endemische Insel-Familie, wovon zahlreiche Mitglieder mit Rücksicht auf Farbensinn-Anomalien untersucht worden sind.

Der Ausgangspunkt ist ein Ehepaar, welches um das Jahr 1800 von einer Nachbarinsel eingewandert ist. Zwischen den Nachkommen

dieses Ehepaares haben sich 5 Protanopen (Tafel II ♂ IV 5, 12, 16, 17, 18) und 1 Deuteranop (Tafel II ♂ IV 11) nachweisen lassen. Ausserdem soll ein Mann (Tafel II ♂ IV 2) „farbenblind“ sein. Weil er nach Hamburg ausgewandert ist, hat er leider nicht untersucht werden können. — Die 5 Protanopen sind jedoch nicht alle von derselben genetischen Herkunft. Der Protanop (Tafel II ♂ IV 5) ist der extramatrimoniale Sohn einer Frau (III 10), welche u.a. eine gleichfalls ausserhehliche Tochter (Tafel 2, ♀ IV 7) geboren hat. Die Untersuchung mit Rücksicht auf Farbensinn-Anomalien bei dieser Tochter und ihren extra- und intramatrimonialen Kindern (Tafel 2 V 4, 5, 6, 7) sowie bei ihrer übrigen Familie, soweit es möglich gewesen ist, deutet darauf hin, dass die Frau, II 7, ebenfalls Konduktor für Protanopie gewesen ist. Der Protanop, Tafel 2, IV 5, kann deshalb dieser Frau seine Farbensinn-Anomalie verdanken, und dieser Fall von Protanopie ist, soweit man aus dem vorliegenden genealogischen Materiale sehen kann, ohne genetischen Zusammenhang mit den übrigen Fällen von Protanopie (IV 12, 16, 17, 18). Diese letzteren sind durch die Konduktoren III 18 und 20 neben II 8 auf die Frau Tafel 2, I 2 zurückzuführen.

Viel merkwürdiger ist das Vorkommen des Deuteranopen, Tafel 2 ♂ IV 11. Vorausgesetzt, dass die Tafeln von ISHIHARA ihren Zweck erfüllen, ist der betreffende, jetzt ältere Mann (er ist 1868 geboren) *deuteranop* (nach mehreren Untersuchungen mit längerem Zeitintervalle), und seine Vettern (IV 12, 16, 17, 18) sind ebenso zweifellos *Protanopen*. Die Eltern des Deuteranopen und seine einzige (unverheiratete) Schwester sowie die Zwillingsgeschwestern seiner Mutter sind gestorben. — Es giebt verschiedene Möglichkeiten zur Erklärung dieses Falles von Deuteranopie. Um zu einem einwandfreien Resultate zu kommen, ist es jedoch notwendig weitere genealogische und farbensinnphysiologische Untersuchungen durchzuführen. Der Fall, auf den ich später zurückzukommen hoffe, muss deshalb bis auf weiteres dahingestellt werden.

Es bleibt nur noch übrig einen Fall von *Deuteranopie* und einen Fall von *Protanopie* kürzlich zu nennen, welche mit den übrigen gefundenen Fällen von Farbensinn-Anomalie bei den Inselbewohnern bisher nicht verknüpft werden konnten. Es war nicht möglich die genetische Herkunft dieser Fälle (♂ 1868 geboren, deuteranop, und ♂ 1876 geboren, protanop) mit Sicherheit nachzuforschen. Diese



Tafel 2.

Männer gehören Familien an, mit zahlreichen extramatrimoniellen und pseudomatrimoniellen Sexualverbindungen und verwickelten Familienverhältnissen. Auch die genetische Herkunft dieser Fälle von Farbensinn-Anomalie muss daher bis weiteres dahingestellt bleiben.

Lässt man bis weiteres die drei letzterwähnten Farbenblinden ausser Betrachtung, so scheinen die Ergebnisse meiner Untersuchungen die Behauptung zu bestätigen, dass die verschiedenen Arten von Farbensinn-Anomalie — hier Protanopie und Deutanopie — von ebenso vielen (hier: zwei) verschiedenen Faktoren im X-Chromosom abhängig sind.

Die hier erwähnten Untersuchungen lassen sich nach verschiedenen Richtungen ergänzen und weiterführen. Auch mit Rücksicht auf Farbensinn-Anomalien giebt es auf der hier besprochenen Insel noch weitere Möglichkeiten für wissenschaftliche Untersuchungen. Solche werden deshalb auch, womöglich, in der Zukunft vorgenommen werden. Das Arbeitsfeld bietet interessante Probleme von rassenbiologischer und soziologischer Natur (z.B. Wirkungen der Inzucht, Alkoholismus, degenerierende Familien, Bevölkerungszuwachs mit Rücksicht auf Neu-Malthusianismus u.s.w.). Ich hoffe später weitere Beiträge zum Studium dieser Bevölkerung geben zu können.

BEMERKUNGEN ZU TAFEL I—II (S. 475 & 479).

Die Tafeln zeigen die genealogische Gruppierung von allen auf der Insel bisher (1928) gefundenen Protanopen und Deutanopen ausser den zwei S. 478 erwähnten Personen.

Aus praktischen Gründen (Raum etc.) sind nicht alle Mitglieder der Familien in den Stammtafeln eingetragen worden. O bedeutet mehrere solche Familienmitglieder, welche hier nur angedeutet worden sind. Tafel 2, IV 9 bedeutet z.B. eine grosse Gruppe von Mitgliedern der noch grösseren Familie, in welcher Gruppe zahlreiche Farbensinn-Untersuchungen vorgenommen worden sind, ohne dass Anomalien haben nachgewiesen werden können.

Die Untersuchungen des Verfassers sind nur bei den Mitgliedern der III., IV. und V. Generationen vorgenommen worden. Die 5. Generation ist nicht vollständig in der Stammtafel eingezeichnet. Nur was wahrscheinlich für die genetischen Untersuchungen Bedeutung

hat, ist hier eingetragen worden. Die Stammtafeln haben zum Hauptzweck das Vorkommen der Farbensinn-Anomalien und deren genealogische und genetische Zusammenhang zu zeigen. Dagegenüber tritt die Bedeutung der Vollständigkeit mit Rücksicht auf Personen, deren Farbensinn entweder unbekannt ist, oder welche keine Anomalien darbieten, zurück.

Welche Personen vom Verf. untersucht worden sind, geht aus folgender Zusammenstellung hervor.

TAFEL I

Die als I. und II. Generation bezeichnete Personen sind alle vor dem Anfang der Untersuchung gestorben.

III. Generation

- Nr. 1, 1848 geboren, dem Verf. unbekannt.
- Nr. 2, 1850 geboren, 1927: Ishihara: *Protanopie*.? (cf. S. 481).
- Nr. 3, 1852 geb., dem Verf. unbekannt.
- Nr. 4, 1854 geb., 1927 und 1928 Ishihara: normal.
- Nr. 5, 1853 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 6, 1862 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 7, 1920 gestorben. Dem Verf. unbekannt.
- Nr. 8, Mehrere nicht untersuchte Kinder, u.a. ♂ 1852 geboren, 1922 gestorben, dessen Frau 1929 gestorben, zwei Söhne und eine Tochter farbensinnnormal sind (1927 Ishihara).
- Nr. 9, bezeichnet 1 ♀ 1853 geb., dem Verf. unbekannt, und 1 ♂, 1861 geb., farbensinn-normal.
- Nr. 10, 1918 gestorben, dem Verf. unbekannt.
- Nr. 11, 1920 gestorben, dem Verf. unbekannt.
- Nr. 12, 1870 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*.
- Nr. 13, 1858 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 14, 1860 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 15, 1872 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*.
- Nr. 16, 1878 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*.
- Nr. 17, bezeichnet mehrere früher gestorbene Kinder, ausserdem 2-farbensinn-normale Töchter, die eine unverheiratet, die andere kinderlose Witwe, 1927 untersucht.
- Nr. 18, keine Anomalien in dieser Gruppe nachgewiesen.
- Nr. 19, 1859 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 20, 1858 geb., 1927: Ishihara: normal.

- Nr. 21, bezeichnet mehrere Kinder, u.a. ♂, 1863 geb., farbensinn-normal (1927), ♀ 1865 geb., farbensinn-normal (1927) verheiratet, kinderlos, ♀ 1861 geb., farbensinn-normal (1927), verheiratet, kinderlos, ♀ 1858 geb., farbensinn-normal (1927), verheiratet: 1 ♂ und 1 ♀ in dieser Ehe farbensinn-normal (1927).
- Nr. 22, 1870 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 23, 1868 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 24, 1872 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*.
- Nr. 25, 1871 gestorben.
- Nr. 26, 1868 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 27, 1872 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 28, 1867 geb., 1927: Ishihara: *Deutcranopie*.

IV. Generation

- Nr. 1, 1892 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 2, 1893 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*. (unverheiratet).
- Nr. 3, 1898 geb., 1927: Ishihara: *Deutcranopie*. (unverheiratet).
- Nr. 4, bezeichnet vier Töchter, 1889—1895 geb., alle (1927) farbensinn-normal (Ishihara). Von diesen Töchtern hat die eine einen extramatrimonialen Sohn, 1917 geb., farbensinn-normal (1926), eine andere Tochter hat ein eheliches Kind, ♀ 1919 geb., farbensinn-normal (1926, Ishihara).
- Nr. 5, 1882 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 6, 1880 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 7, bezeichnet zwei Kinder, ♂ 1889 geb., ♀, 1872 geb., welche beide (1927) farbensinn-normal waren. (Ishihara).
- Nr. 8, 1903 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 9, 1908 geb., 1927: Ishihara: normal.
- Nr. 10, bezeichnet 2 Töchter, 1888 und 1891 geb., welche beide (1927) Ishihara normal lesen. Die erste hat einen Sohn, die andere 2 Söhne, welche jedenfalls farbensinn-normal sind.
- Nr. 11, Soll „farbenblind“ sein.
- Nr. 12, 1896 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*.
- Nr. 13, mehrere Töchter; Farbensinn unbekannt.
- Nr. 14, 1900 geb., 1927: Ishihara: *Protanopie*.
- Nr. 15, bezeichnet ♂, 1895 geb. (1927: Ishihara: normal) und ♀, 1904 geb. (1927: Ishihara normal). Letztere unverheiratet.

- Nr. 16*, bezeichnet 3 Kinder (2 ♂ und 1 ♀) von dem Protanopen III 24. Alle drei (1926—27) farbensinn-normal (Ishihara).
Nr. 17, bezeichnet 2 ♂, 1896 und 1904 geb., 1927: Ishihara: normal.
Nr. 18, dem Verf. unbekannt.
Nr. 19, 1897 geb., 1927: Ishihara: normal.
Nr. 20, 1894 geb., 1927: Ishihara: normal.
Nr. 21, 1907 geb., 1927: Ishihara: normal.

V. Generation

- Nr. 1*, 1912 geb., 1926 Ishihara: *Deutanopie*.
Nr. 2, 1915 geb., 1926: Ishihara: normal.
Nr. 3—7, Siehe Text S. 472.

TAFEL II

I. und II. Generation sind vor dem Anfange der Untersuchung gestorben.

In der *III. Generation* habe ich nur sehr wenige Personen zur Untersuchung gehabt; die meisten waren schon früher gestorben.

III. Generation

- Nr. 9*, 1843 geb., 1927 gestorben. Seine Dementia senilis verhindert (1926) sichere Ergebnisse mit Ishihara's Tafeln zu erlangen.
Nr. 19, 1845 geb., 1928 gestorben. Ishihara (1927, 1928): normal.
Nr. 21, 1844, geb., Ishihara (1927): normal.

IV. Generation

- Nr. 1*, bezeichnet zwei unverheiratete Frauen, 1867 und 1878 geb. Ishihara (1927): normal, nebst einer Frau, 1876 geb., farbensinn-normal (1927 Ishihara), mit dem Protanopen Tafel I ♂ III 24 verheiratet (farbensinn-normale Kinder, Tafel I Nr. IV 16).
Nr. 2, 1872? geb., soll „farbenblind“ sein. Ausgewandert.
Nr. 3, 1872 geb., Ishihara (1927): normal.
Nr. 4, 1866 geb., wegen starke Myopie kein sicheres Resultat mit Ishihara's Tafeln (1927—28) *Protanopie*?
Nr. 5, 1879 geb., Ishihara (1927): *Protanopie*.
Nr. 6, dem Verf. unbekannt.
Nr. 7, 1877 geb., Ishihara (1927): normal.
Nr. 8, 1876 geb., Ishihara (1927): normal.

- Nr. 9*, bezeichnet eine untersuchte Geschwisterreihe: 1) ♂ 1859 geb. konnte wegen starke Myopie(?) nicht untersucht werden. 2) ♀ 1863 geb., Ishihara (1927) normal, mit dem S. 478 erwähnten Deuteranopen verheiratet. Eine Tochter dieses Ehepaares, 1899 geb., ist farbensinn-normal (Ishihara 1927) und hat, verheiratet, eine farbensinn-normale Tochter, 1919 geb. 3) ♂ 1867 geb., Ishihara (1927): normal. 4) ♂ 1870 geb., Ishihara (1927) normal. 5) ♂ 1873 geb., Ishihara (1927) normal. 6) ♀ 1875 geb., Ishihara (1927) normal. Unverheiratet. 7) ♀ 1877 geb., Ishihara (1927) normal. Verheiratet. Hat einen einzigen Sohn, 1906 geb., welcher farbensinn-normal ist (Ishihara 1927).
- Nr. 10*, dem Verf. unbekannt.
- Nr. 11*, 1868 geb., Ishihara (1927): *Deuteranopie*.
- Nr. 12*, 1879 geb., Ishihara (1927): *Protanopie* Unverheir.
- Nr. 13*, bezeichnet 2 Frauen, 1873 und 1884 geb., welche farbensinn-normal sind (Ishihara 1927 und 1928).
- Nr. 14*, mehrere Kinder, dem Verf. unbekannt.
- Nr. 15*, bezeichnet 2 Söhne, 1879 und 1887 geb., welche farbensinn-normal sind (Ishihara 1927), nebst einer Tochter, 1872 geb., welche farbensinn-normal ist (Ishihara 1927). Sie ist mit dem Protanopen Tafel I ♂ III 15 verheiratet und hat einen einzigen Sohn, 1902 geb., welcher farbensinn-normal ist (Ishihara 1927 und 1928).
- Nr. 16*, 1870 geb., Schiffer. Ishihara (1927): *Protanopie*.
- Nr. 17*, 1876 geb., Ishihara (1928): *Protanopie*. Vgl. Text pag. 471.
- Nr. 18*, 1893 geb., Ishihara (1927): *Protanopie*.

V. Generation

- Nr. 1*, 1900 geb., Ishihara (1927): normal.
- Nr. 2*, bezeichnet zwei extramatrimonielle Söhne von ♀ IV 7. Der eine, 1898 geb., ist farbensinn-normal (Ishihara 1927), der andere dem Verf. unbekannt.
- Nr. 3*, eheliche Tochter von ♀ IV 7, 1904 geb., Ishihara (1927) normal.
- Nr. 4*, ehelicher Sohn von ♀ IV 7, dem Verf. unbekannt.
- Nr. 5*, 1908 geb., Ishihara (1927) normal.

ILLUSTRATIONS OF WILD HYBRIDS IN THE NEW ZEALAND FLORA. VI

by

H. H. ALLAN

(Plant Research Station, Palmerston North, N. Z.)

(Received June 10th 1929)

No. 21. \times *Myrtus bullobcordata* = *M. bullata* \times *obcordata*.

M. bullata SOL. ex A. CUNN. and *M. obcordata* (Raoul) Hook. f. are as distinct from each other as two species could well be. One may instance the leaf contrasts — *M. bullata* has broadly ovate apiculate leaves 25—50 mm. long or more, the surface extremely bullate; *M. obcordata* has obcordate leaves 5—12 mm. long, the surface flat. Both species are subject to some epharmonic change, *e.g.* in shade the leaves of *M. bullata* become thinner, more pointed, with much less pronounced “blistering”; those of *M. obcordata* become thinner and larger. This does not produce any approach of form the one to the other. When growing apart they preserve their distinctive characters intact and produce offspring in no way differing from the parents, as field evidence abundantly shows. I have not sown seed from *M. bullata* taken from a locality where only that species occurs, but seedlings raised from a plant of *M. obcordata* at Peel Forest, Canterbury, where *M. bullata* does not occur, were quite uniform.

Where, however, the two species grow in company there is a very different tale to be told. Forms then abound that can be assigned to neither species, but show complex intermingling of the differentiating characters. Moreover, seedlings and juvenile plants show a like diversity. One such intermediate form was described by HOOKER (*Flora Novae Zelandiae* 11, 1855, 329) as *M. Ralphii*. The description of this given in his *Handbook of the New Zealand Flora* (1867, 74) is, “Very similar in habit, form of the foliage, and flowers to *M. bullata*, but the

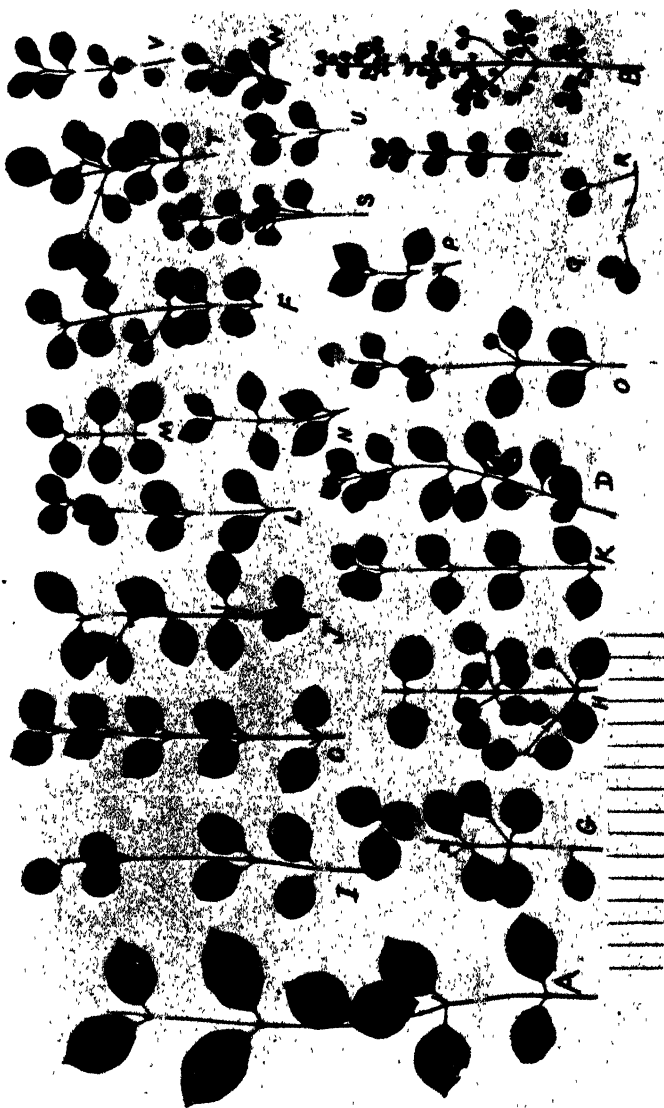


Fig. 1. \times *Myrtus bullobcordata* swarm at Kitchener Park, Ielding. A: *M. bullata*; B: *M. obcordata*; remainder: hybrid forms.



Fig 2. *M. bulbo-oridata* Parents, and hybrid selected for seedling production.

leaves are smaller and quite plane, the branchlets are more slender, scarcely tomentose. Northern Island: forests near Wellington, RALPH; east coast, COLENZO. This may be a variety of *M. bullata*. I have seen no fruit". The species or variety was accepted by subsequent botanists without cavil. But the description of the leaves given by CHEESEMAM (*Manual of the New Zealand Flora*, 1925, 596) includes "ovate or oblong-ovate to orbicular-ovate, obtuse or acute", and he remarks, "very closely allied to *M. bullata*, but the leaves are smaller, usually green, with the surface plane or slightly tumid, and the berry has fewer seeds".

The case for hybridism was stated by COCKAYNE (*Trans. N. Z. Inst.*, vol. 50, 1918, pp. 179—183) after close study in the field and of specimens sent to him from one particular locality. As he shows, the evidence is overwhelming that *M. bullata* and *M. obcordata*, when they meet, produce an exceedingly polymorphic hybrid swarm, and that *M. Ralphii* is a name for certain only of the forms produced. Further evidence was adduced later by the same author (*New Phytol.*, vol. 22, 1923, pp. 115—116).

I here illustrate (Figs 1 and 2) a part of the swarm occurring in a small patch of rain-forest at Feilding (Ruahine-Cook Botanical District), and also plants raised in my garden (Figs 3 and 4) from one of these forms. The table on next page gives the differential of the wild forms shown. Seedlings in the same forest show an even greater polymorphy.

CHEESEMAM (*loc. cit.*, p. 597) rejects COCKAYNE's views because, "I have been acquainted for 50 years with a locality for *M. Ralphii* in which, to the best of my belief, there are no specimens of *M. obcordata* within at least 20 miles, and none of *M. bullata* within 5 miles". But he makes no provision for the many forms that cannot be placed under *M. Ralphii*, as diagnosed by him, nor under either of the other two species. His reason does not appear cogent enough to counterpoise the field evidence — (1) no indication is given where the locality is, nor whether *M. pedunculata* is present there or not (this species may form hybrids with *M. bullata* very similar to the *M. Ralphii* series); (2) no part of the range of either species is known in such detail as to make decisive any statement as to their presence or absence within a radius of 8 Km., let alone 32 Km., of any particular point; (3) were the statement accepted as proven there seems no adequate reason for

Plant	Leaf-size \pm	Leaf-shape	Leaf-apex	Leaf-base	Leaf-surface	Seeds per berry
<i>A. M. bullata</i>	4 cm. \times 2.6 cm.	broadly ovate	rather abruptly acute	rounded to subacute	strongly bullate	15 to 20
I	2.5 cm. \times 1.75 cm.	orbicular to obovate	rounded to truncate	cuneate	flat	5 to 9
H	2 cm. \times 1.6 cm.	orbicular to broadly ovate	rounded to obtuse or retuse	rounded to truncate	flat or faintly bullate	5 to 8
L	2 cm. \times 1.5 cm.	obovate-oblong	retuse	subacute to cuneate	flat	4 to 6
C (selected plant)	2.4 cm. \times 1.6 cm.	broadly ovate	acute to subacute	rounded to subacute	faintly bullate	5 to 8
P	2 cm. \times 1.4 cm.	broadly ovate	acute to subacute	rounded to subacute	distinctly bullate	5 to 6
E	1.2 cm. \times 1 cm.	orbicular to oblong	obtuse to retuse	rounded to shortly cuneate	strongly bullate	8 to 10
W	1.5 cm. \times 1.1 cm.	obcordate-cuneate	retuse to obcordate	cuneate	flat	5 to 6
B <i>M. obcordata</i>	0.75 cm. \times 0.6 cm.	obcordate	obcordate	cuneate	flat	4 to 5

denying the possibility of the spreading of hybrid forms (and the ones considered here are berried) into places where the parents do not occur; (4) much of the areas within the range of the two species has become so greatly modified that the facts of *present* distribution cannot decide what the past distribution may have been. What is known as to distribution, however, strongly supports the argument for hybridism. As pointed out by COCKAYNE (*loc. cit.*, 1923, p. 115) *M. bullata* occurs from near North Cape to a little south of latitude 41°. In the far north *M. obcordata* is known only in one locality (Reef Point), and there *M. bullata* and a swarm of forms occur. *M. obcordata* is then apparently absent for 96 Km. south, and so are intermediate forms. The two species then meet in several localities till the southern limits of *M. bullata* are reached. In these localities, too, swarms of diverse forms are found. Then *M. obcordata* proceeds south to Foveaux Strait, without evident polymorphy.

It will be seen from the illustrations and table that in the Kitchener Park swarm several forms (*e. g.* C, G, K, D) fit fairly well the descriptions of *M. Ralphii* given by HOOKER and CHEESEMAN, but that not one is quite identical with another; that the obcordate character may be associated with largish leaves (F), and the bullate with quite small (E, R), and so on. If *M. Ralphii* be accepted, then a number of other forms have like claims to be ranked as species. Now, while CHEESEMAN's caution and conservatism seem in this instance clearly to have exceeded just limits, they are much to be preferred to the opposite tendency, by no means absent among enthusiastic but uncritical collectors, to see hybrids everywhere, and to accept them with the facile readiness that was so often accorded to "adaptations" when these were the fashion. I am attempting, therefore, to place this particular case on an unassailable basis by artificial crossing. Meanwhile I have secured, by sowing seed taken from an individual plant, (Fig. 1, C), evidence that makes the hybrid theory difficult to evade.

From 5 berries taken from the plant 26 seedlings have been raised. The salient features of these are shown in the table on page 497, and Figs 3 and 4 further illustrate them.

Of those not dealt with in the table, though none is quite like any other, numbers 9, 11, 12, 21 approach to number 1; numbers 19, 20, 26 to number 3; numbers 7, 8, 25 to number 6; numbers 16, 18 to number 15; and numbers 17, 23 to number 16. Plant number 5 can

Leaf-characters of seedlings

No.	Length ±	Shape	Apex	Base	Venation	Surface	Colouration
1.	1.2 cm.	obovate	slightly retuse	long cuneate	very distinct	flat	yellowish-green; veins & margins reddish-brown
2.	1.2 cm.	obovate	obtuse to subacute	shortly cuneate	fairly distinct	faintly bullate	bronzed, with yellowish-green blotches
3.	1.4 cm.	obovate-oblong	obtuse to subacute	slightly cuneate	fairly distinct	flat	brownish green
4.	1.5 cm.	broadly obovate	subacute	shortly cuneate	distinct	faintly bullate	reddish-brown with yellowish blotches
5.	1.2 cm.	broadly obcordate	distinctly obcordate	shortly cuneate	very distinct	flat	very bronzed, veins and margin purple
6.	1.5 cm.	obovate	subacute	shortly cuneate	fairly distinct	distinctly bullate	bronzed
10.	1.7 cm.	broadly elliptic-ovate	subacute	very shortly cuneate	moderately distinct	strongly bullate	bronzed or purplish, glossy
13.	1.2 cm.	obovate-oblong	obtuse	shortly cuneate	moderately distinct	faintly bullate	green, veins and margin darker
14.	1.5 cm.	obovate-oblong	obtuse to subacute	very shortly cuneate	very distinct	faintly bullate	yellowish-green, glossy, veins & margin purple
15.	1.1 cm.	narrow obovate-oblong	obtuse	long cuneate	distinct	flat	bright-green, rather glossy, veins darker
16.	1.3 cm.	obovate	obtuse	rather long cuneate	distinct	flat	yellowish-green, veins darker
22.	1.1 cm.	broadly obovate	retuse	cuneate	moderately distinct	flat	bright-green, veins darker
24.	1.6 cm.	elliptic-obovate	acute	rather long cuneate	moderately distinct	faintly bullate	yellowish-green, veins & margins purple



Fig. 3. \times *M. bullobcordata*. Parent hybrid (in centre) with extreme forms of offspring.

hardly, if at all, be distinguished from seedling plants of *M. obcordata* and number 10 is very close to *M. bullata*. The rest combine the characters of these two in various ways. The closest approximation

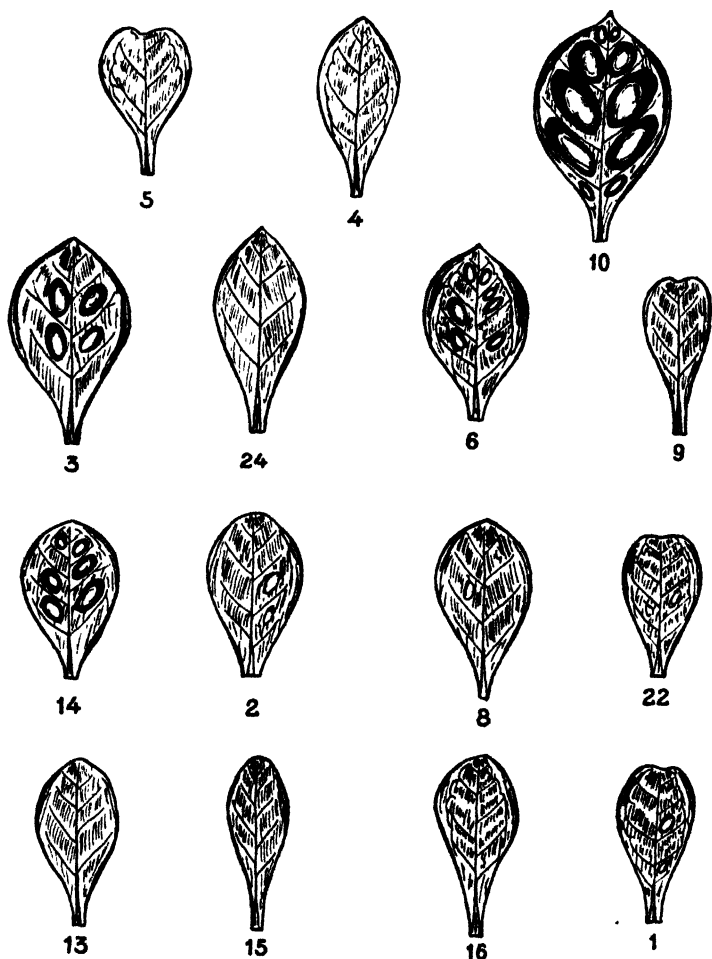


Fig. 4. \times *M. bullobcordata*. Leaves of offspring of selected hybrid plant.

to the parent plant is number 4. The seedlings have been grown together in a small plot under like conditions. Wild seedlings usually occur in the shade and show much less marked differences in colouration.

On wild adult plants the leaves of *M. bullata* are usually reddish-

brown to purple, while those of *M. obcordata* are dark green. But both species change their leaf colour very greatly under different conditions of lighting, those of *M. bullata* becoming green in shade, and those of *M. obcordata* brown to almost purple under strong insolation. There are, however, certainly hereditary differences in colouration, and the results are seen in the seedlings grown under like conditions.

Since the above was written the plants had to be transplanted to Palmerston North from Feilding and several succumbed. Fortunately the extreme forms survived, and all have retained their colour differences. In their vegetative condition (none have yet flowered) numbers 5 and 10, now (March 1929) nearly 3 years old would easily be taken for pure *M. obcordata* and *M. bullata* respectively. (The illustration does not adequately show the degree of bullation in number 10).

In view of all the facts the only reasonable conclusion seems to be that the diversity shown by the offspring is due to segregation from a hybrid parent, and that the polymorphy found in the field is likewise due to hybridism, not to some vague power of "variability".

No. 22. \times *Gnaphalium subkeriense* = *G. Keriense* \times *subrigidum*.

These two species are for the most part streamside plants of North Island and the North-western Botanical District of South Island. *G. Keriense* demands greater shade and moisture than *G. subrigidum*, but has a somewhat wider latitudinal range. Both are common on the soft shale ("papa") rocks of stream gorges in the northern part of the Ruahine-Cook Botanical District, and often grow in company. Both are probably compound species, but are quite distinct from each other in all their jordanons. However, both are subject to considerable epharmonic change, *G. Keriense* becoming narrower leaved when growing in drier places than usual, and *G. subrigidum* becoming broader leaved when growing in damper and shadier places than usual. This makes it necessary to give very careful consideration to habitat conditions when studying their hybrids.

The swarm I have studied and here illustrate is found on papa cliffs on the M a n g a w h a r a r i k i River where it emerges from the Ruahine Range (Ruahine-Cook Botanical District). The jordanon of *G. subrigidum* occurring here has extremely narrow leaves, while that of *G. Keriense* is broad-leaved. The hybrids show intermediate char-

acters and often great vigour of growth. The chief distinguishing features may be expressed as follows: *G. Keriense* is of decumbent habit with numerous ascending branches forming a loose sheet; the leaves are oblong-lanceolate, membranous, with flat margins, 25—70 mm. long and 10—15 mm. broad. *G. subrigidum* is of erect more or less bushy habit according to the development of branches, more woody at the base than *G. Keriense*; the leaves are very narrow-linear, coriaceous, with recurved margins, 15—40 mm. long and 0.5—2 mm. broad. The inflorescences are very similar, but the pedicels in *G. subrigidum* are very slender.

Both species maintained their distinctive characters when grown in my garden at Feilding for some years under like conditions, as did a hybrid plant about midway between the parents. The illustrations (Figs 5 and 6) give an idea of the diversity met with in the hybrid forms. This swarm was first recorded by COCKAYNE in the appendix to LOTSY's *Evolution considered in the light of Hybridization* (1925, p. 66).

No. 23. \times *Nothofagus solfusca* = *N. fusca* \times *Solandri*.

Since the New Zealand hybrid beeches have been rather fully dealt with by COCKAYNE (especially in his *Monograph of the New Zealand Beech Forests* Part I, 1926) and by COCKAYNE and ATKINSON (*Genetica* VIII, 1926, pp. 1—43) not much comment will be required in this series of papers. I illustrate (Figs 7, 8, 9) some of the forms occurring in a remnant of beech-forest near Korere (Sounds-Nelson Botanical District). The sprays shown in Fig. 9 are of special interest as they are taken from the same tree. This is a young adult, which flowers sparingly, growing in a community of *N. fusca*, *N. solandri* and various hybrids between them. The tree is some 11 m. high with a spreading crown. At 1 m. from the base it has a circumference of nearly 1 m. From near the base an erect trunk-like branch has developed, which at 1 m. is 26 dm. in circumference. It grows up through the spreading branches of the crown and bears from 2 m. upwards numerous slender branches. The leaves on the lower branches are of semi-juvenile *fusca*-form, coarsely and sharply toothed; the leaves on the upper branches are more nearly adult *fusca* in appearance, but are less coriaceous. The leaves of the main portion of the tree are all of the form shown on the left of Fig. 9, and are quite entire except for the apiculus.



Fig. 5 \times *Gnaphalium sylvaticum*. Parents, with hybrid form on right



Fig 6 - *G. subsericea* Various hybrid forms



Fig. 7. \times *Nothofagus solandri* at Korere, Nelson. Parents, with hybrid form between.

No. 24. \times *Melicytus ramilanceolatus* = *M. lanceolatus* \times *ramiflorus*.

Melicytus lanceolatus and *M. ramiflorus* are both common forest plants in many parts of New Zealand, and both sometimes occur in shrubland. Apparently they hybridize rather freely, though but few



Fig. 8. \times *N. solfusca*. Two hybrid forms.

observations have been made on the matter. I have collected hybrids on the Tararua Mountains near Mount Hector, and my assistant Mr V. D. Zorov has gathered them on the Ruahine Mountains near Apiti. Both localities are in the Ruahine-Cook Botanical District. Messrs G. SIMPSON and J. S. THOMSON have sent me specimens from near Dunedin, the jordanon of *M. lanceolatus* there found differing in

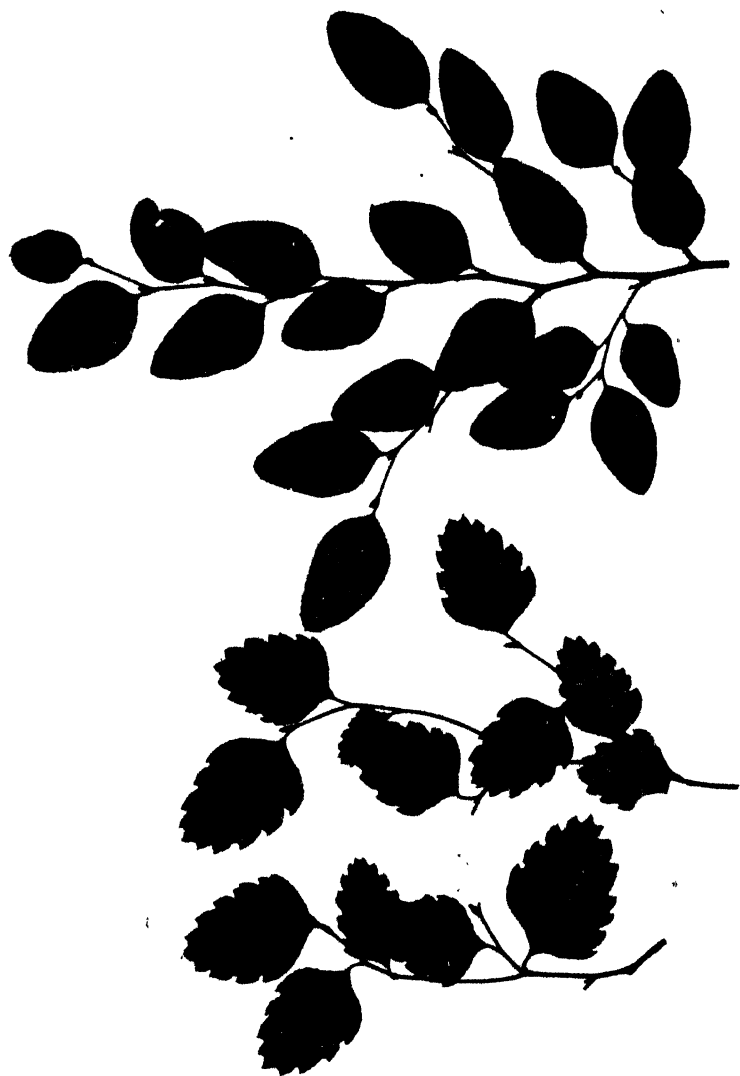


Fig. 9. \times *N. solfusca* at Korere, Nelson. Hybrid plant with segregated branch of pure *N. fusca* form.

certain details from that of the North Island. So far I have not observed flowering specimens, nor is there great polymorphy, only two distinct hybrid forms being found by Mr Zorov and myself. The following table and illustration (Fig. 10) show the differences observed on the Tararua Range. Here the specimens were gathered on the

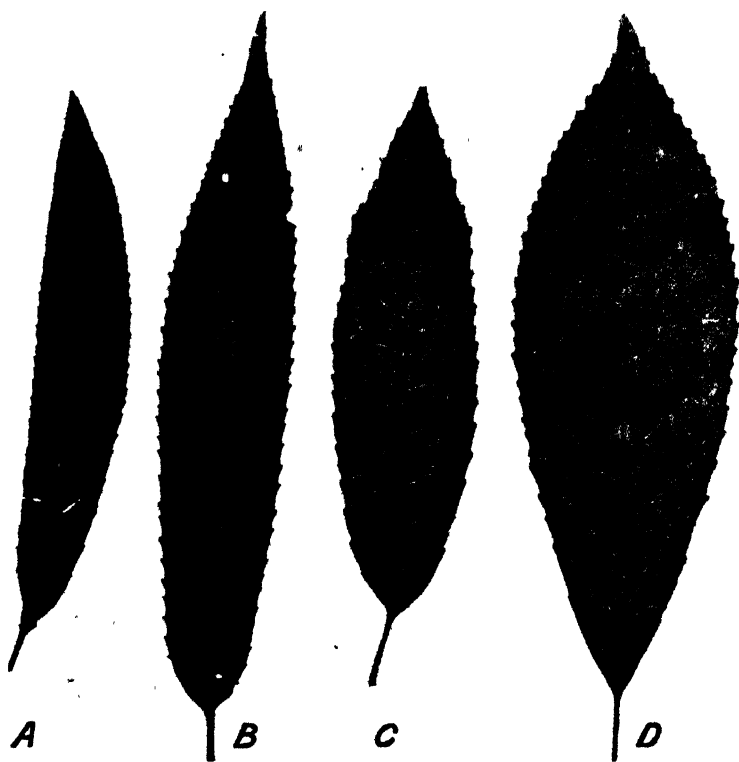


Fig. 10. \times *Melicytus ramilanceolatus* on Tararua Mts. Parents, with hybrid forms between.

roadside through the beech forest from Waikanae to Hutt Valley near the summit. The forest adjacent to the road has been felled, and there has sprung up a dense indigenous-induced community dominated by *M. lanceolatus*, while *M. ramiflorus* occurs on the present forest margin. The hybrids are scattered through the induced community, and the majority are of the form C, only a few taking the form B.

	A <i>M. lanceolatus</i>	B uncommon hybrid form	C common hybrid form	D <i>M. ramiflorus</i>
Habit	slender bushy shrub	slender bushy shrub	rather more robust bushy shrub	small forest tree or large robust bushy shrub
Branchlets	slender, soft, brittle	as in A	slender but not soft, brittle	rather stouter, brittle
Leaves	\pm 11 cm. long \pm 2 cm. broad linear-lanceolate acuminate finely and sharply serrate membranous	\pm 13 cm. long \pm 2.5 cm. broad linear-lanceolate long acuminate finely and rather bluntly serrate sub-membranous	\pm 11.5 cm. long \pm 3 cm. broad oblong-lanceolate acuminate rather coarsely and bluntly serrate sub-coriaceous	\pm 15 cm. long \pm 5 cm. broad broadly oblong- lanceolate abruptly short acuminate bluntly and coarsely serrate sub-coriaceous

THE OCCURRENCE OF MORE THAN 50 % CROSSING-OVER IN PISUM

by

S. J. WELLENSIEK

(Wageningen, Holland)

(Received October 22nd, 1929)

INTRODUCTION

In *Drosophila* all possible percentages of crossing-over occur, up to nearly 50 percent. MORGAN (2, p. 20), however, admits a theoretical possibility that " . . . more than 50 percent crossing-over should be found", resulting in " . . . a sort of inverted linkage . . . , since the cross-over combinations would then be more frequent than the grand-parental types". Therefore SINNOTT and DUNN (4, p. 185) are "plus royaliste que le roi" when they positively state: "It is true that the amount of crossing-over between two genes never exceeds 50 per cent".

Theoretically the possibility of percentages of crossing-over higher than 50 % cannot be denied, but very few actual cases have been reported in literature thus far. WRIEDT and CHRISTIE (8, pp. 283-284) found 54.2 % crossing-over between two sex-linked genes in pigeons. Linkage between the two genes in question is only supposed to exist, because both of them are sex-linked. It is questionable whether this is an absolute proof of linkage, the more because the actually found numbers in the four back-cross classes, viz. 10 : 12 : 16 : 10, agree very well with the expectation of free combination, viz. 12 : 12 : 12 : 12. In a former paper (5, p. 241) I already cited CLAUSEN's *Viola* work (1, pp. 20-22), where rather strong indications for a linkage of about 85 % crossing-over were obtained; furthermore RASMUSSEN (3, pp. 94, 99, 100) obtained results in *Pisum* which tend to point to linkage with a more frequent crossing-over than 50 %.

WELLENSIEK (5, pp. 236-239, 241) demonstrated linkage between two genes with more than 60 % crossing-over in *Pisum*. These results are based on F_2 -material with not too many individuals. In the present paper the results of back-crosses will be reported. They confirm the former results that crossing-over with very high frequencies may occur ¹⁾.

I wish to express my thanks to Mr. J. S. KEYSER, who very carefully made the back-crosses for me in 1928.

MATERIALS AND METHODS

Principally the relations between three genes were studied, viz.:

\underline{Gp} : green pod; \underline{gp} : yellow pod.

\underline{N} : thin pod-wall; \underline{n} : thick pod-wall.

S_s : straight pod; s_s : curved pod.

Besides, notes were taken on the action of:

A : colored flower; a : white flower.

P : membrane at the innerside of the pod-wall; p : no membrane.

Q : abortion of some of the seeds in the pods; q : no abortion.

Although violet and green pod (gene P_1 and its allelomorph p_1) were segregating in part of the material studied, no attention was paid to these characteristics, because classification of them takes much time owing to modification and because there was no special reason for studying them.

The above genes were brought in by three pure lines, already used in earlier studies, while three more lines at least recessive for \underline{gp} , \underline{n} and s_s were isolated from the F_2 of cross 27, studied in 1927 (5). These latter lines are indicated as α , β and γ . The factorial composition of the parental lines — using single symbols for simplicity's sake — is:

Pois à cosse rouge :	\underline{gp}	\underline{N}	S_s	A	P	q
Pois à cosse jaune :	\underline{gp}	\underline{N}	S_s	a	p	Q
Reuzenboterpeul :	\underline{Gp}	\underline{n}	s_s	a	P	q
α :	\underline{gp}	\underline{n}	s_s	a	P	q
β :	\underline{gp}	\underline{n}	s_s	a	p	?
γ :	\underline{gp}	\underline{n}	s_s	a	p	q

1) After having finished the present manuscript I found another instance of crossing over of about 60% between two entirely different genes in entirely different material than described in the following. This new case will be treated in "Linkage-studies in *Pisum* III".

In so far as P and Q in lines α , β and γ are concerned, the genotype has been put up as a result of the back-crosses.

These back-crosses with the genes studied are:

- 14a : (Reuzenboterp. \times P. à c. rouge) $\times \alpha$: $Gp-N-Ss-A$
 27a (β) : (P. à c. jaune \times Reuzenboterp.) $\times \beta$: $Gp-N-Ss-P$
 27a (γ) : (P. à c. jaune \times Reuzenboterp.) $\times \gamma$: $Gp-N-Ss-P-Q$

Mr. KEYSER made 126 back-crosses of 14a, 111 of which succeeded, yielding 661 seeds which all gave full-grown plants. For 27a the numbers are: 116 back-crosses, 87 succeeded, 227 seeds, 212 full-grown plants. The relatively small number of seeds in 27a is brought about by the inherited abortion.

The detailed results of the back-crosses are given in the appendix to this paper on p. 517. The usual methods of calculation are used, as recently described in detail (6, pp. 8-9). In the data on the factor-relations (§§ 2-3) the two numbers at the right side of the vertical line represent the sums of outer and inner terms of the four class ratio at the left of the line. Expectations in case of independent inheritance are put in parentheses, while c indicates actual deviation from expectation divided by standard error of expectation. Unless otherwise stated, the two groups of 27a are taken together.

EXPERIMENTAL RESULTS

§ 1. Monofactorial segregations

The following segregations of the single characters were obtained.

	<i>Back-cross 14a</i>	<i>Back-cross 27a</i>
Gp .	342 : 319 (330.5) : (330.5) $c=0.9$	104 : 108 (106) : (106) $c=0.3$
N .	362 : 299 (330.5) : (330.5) $c=2.5$	103 : 109 (106) : (106) $c=0.4$
Ss .	357 : 304 (330.5) : (330.5) $c=2.1$	104 : 108 (106) : (106) $c=0.3$

	<i>Back-cross 14a</i>	<i>Back-cross 27a</i>
A.	345 : 316 (330.5) : (330.5) c=1.1	
P.		104 : 108 (106) : (106) c=0.3
Q.		137 : 75 (106) : (106) c=4.3

The agreement in the case of *Q* is too bad. Therefore this segregation cannot be considered as a monofactorial back-cross ratio and the data on *Q* may not be used in studying factor-relations. However, when we consider the two groups of which back-cross 27a consists separately, we find the following segregations:

<i>group β</i>	117 : 53 (85) : (85) c=4.9	<i>group γ</i>	20 : 22 (21) : (21) c=0.3
----------------	----------------------------------	----------------	---------------------------------

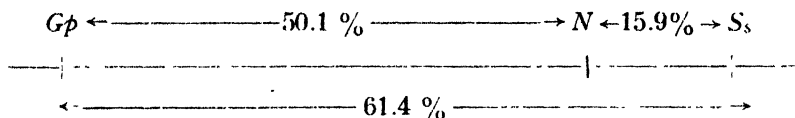
Consequently group *γ* gives a perfect 1:1 ratio, but group *β* does not. This makes it evident that line *β* has not been homozygous for *Q* or *q*, but that line *γ* has been *qq* (cp. the formulas on p. 510). In the following only data on the reliable group *γ* will be used in so far as relations to *Q* are concerned.

§ 2. The linkage-group [*Gp*, *N*, *Ss*]

Back-cross 14a — (*Gp n s_s* × *gp N S_s*) × *gp n s_s* — has given the following results:

<i>Gp—N.</i>	187 : 155 : 175 : 144 (187) : (155) : (175) : (144)	331 : 330 (331) : (330) c=0.0
<i>Gp—S_s.</i>	222 : 120 : 135 : 184 (185) : (157) : (172) : (147)	406 : 255 (332) : (329) c=5.8
<i>N—S_s.</i>	307 : 55 : 50 : 249 (196) : (166) : (161) : (138)	556 : 105 (334) : (327) c=17.3

Linkage is evident for $Gp-S_s$ and for $N-S_s$, not for $Gp-N$ however. If we surmise about 50 % crossing-over between Gp and N and calculate the exact percentages of crossing-over, we find 50.1 % for $Gp-N$, 15.9 % for $N-S_s$ and 61.4 % for $Gp-S_s$. This would lead to the following localization:

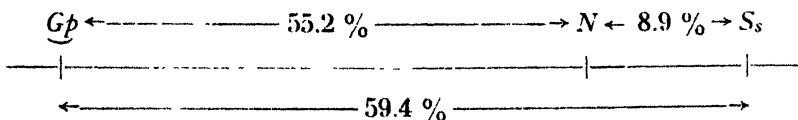


The three-factorial ratio $Gp N S_s : \underline{Gp} N S_s : \dots : gp n s$ equals 180 : 7 : 42 : 113 : 127 : 48 : 8 : 136. Since the second and the seventh term are double cross-overs, the percentage of double crossing-over is 2.3 %.

Back-cross 27a — ($gp N S_s \times \underline{Gp} n s$) $\times gp n s$ — yielded next results:

$\underline{Gp}-N.$	56 : 48 : 47 : 61 (51) : (53) : (52) : (56)	117 : 95 (107) : (105) c=1.4
$\underline{Gp}-S_s.$	61 : 43 : 43 : 65 (51) : (53) : (53) : (55)	126 : 86 (106) : (106) c=2.8
$N-S_s.$	94 : 9 : 10 : 99 (51) : (52) : (53) : (56)	193 : 19 (107) : (105) c=11.9

Clear linkage only exists for $N-S_s$, although the value for c in the case of $\underline{Gp}-S_s$ is very high. In case of linkage the percentages of crossing-over would be 55.2 %, resp. 59.4 % and 8.9 % which results in the following map:



The three-factorial ratio is 51 : 5 : 10 : 38 : 43 : 4 : 0 : 61 and the percentage of double crossing-over is 2.4 %.

Comparing the results of back-cross 14a with those of 27a it follows

that the former positively point to the existence of a linkage-group [Gp , N , S_s], while the latter do not necessarily do so. The hypothesis of linkage is materially supported by calculating the interference relations from the trifactorial ratios. We then find:

		14a	27a
Crossing-over \underline{Gp} - N among non cross-overs N - S_s		56.8 %	58.0 %
" " " " cross-overs "		14.3 %	26.3 %
" " N - S_s " non cross-overs \underline{Gp} - N		27.3 %	14.7 %
" " " " cross-overs "		4.5 %	4.3 %
" " \underline{Gp} - S_s " non cross-overs \underline{Gp} - N		27.3 %	14.7 %
" " " " cross-overs "		95.5 %	95.7 %
" " " " non cross-overs N - S_s		56.8 %	58.0 %
" " " " cross-overs "		85.7 %	73.7 %

There is no reason for the variations in the percentages of crossing-over, as indicated in the above table, if not the three genes in question are localized in the same chromosome. The parallelism between the numbers for 14a and for 27a makes it evident that in both back-crosses a linkage-group [Gp , N , S_s] is involved, in which the percentages of crossing-over for \underline{Gp} - S_s are more than 50 % which also holds true for \underline{Gp} - N in 27a.

§ 3. The relations of Q to [Gp , N , S_s]

As discussed at the close of § 1, only group γ of back-cross 27a has given reliable data on the relations in which Q is involved. The numbers in this group are small, namely 42, so that no definite results can be expected. The ratios are rather suggestive, however, and therefore will be discussed. They are:

Q - \underline{Gp} .	9 : 11 : 11 : 11 (10) : (10) : (10) : (12)	20 : 22 (22) : (20) $c=0.6$
Q - N .	17 : 3 : 0 : 22 (8) : (9) : (12) : (13)	39 : 3 (21) : (21) $c=5.6$
Q - S_s .	15 : 5 : 1 : 21 (8) : (12) : (8) : (14)	36 : 6 (22) : (20) $c=4.4$

Linkage between Q - N and Q - S_s is clear, so that Q , N and S_s anyhow belong to one linkage group. The crossing-over percentage for Q - N is 7.1 %, for Q - S_s it is 14.2 % and for N - S_s (in group γ of 27a) it is 7.1 %. This would point to a linear order Q - N - S_s . Gene Gp may then be so far apart from Q and N that there is about 50 % crossing-over for both Gp - Q and Gp - N . The material at hand is not large enough for definitely deciding this question. It is evident that Q belongs to the group $[Gp, N, S_s]$, but more extensive material must be studied for determining its locus.

§ 4. *The relations with A and P*

In 14a the relations of A to $[Gp, N, S_s]$ were studied and in 27a those of P to $[Gp, Q, N, S_s]$. All these relations were found to be independent. Since this is a confirmation of former results (5, 7), no particulars will be mentioned. The segregation-numbers follow from the summarizing tables in the appendix.

DISCUSSION OF RESULTS

The main purpose of the present study has been to find out whether back-crosses would give the same results as F_2 -material had given in so far as the occurrence of more than 50 % crossing-over is concerned. As indicated in the former pages, the back-crosses indeed gave similar results as F_2 's studied before (5, see especially p. 238 for summarized results). There is another rather striking similarity between the new results and the former ones, namely in the variation of crossing-over percentages. Both in F_2 's and in back-crosses involving Gp , N and S_s there was:

- (1) little variation in the crossing-over between Gp and N .
- (2) considerable variation in the crossing-over between N and S_s , namely relatively weak linkage in cross 14 and back-cross 14a, relatively strong linkage in cross 27 and back-cross 27a.
- (3) weaker linkage between Gp and S_s in 14 and 14a than in 27 and 27a, although these differences are not very much pronounced in 14a and 27a. In as far as they are evident, they probably result from variations in the crossing-over between N and S_s .

From these three facts can be concluded that the genotype of the parents of the cross may influence the rate of crossing-over in only part of a chromosome (cf. 5, p. 238).

WELLENSIEK and KEYSER (7) already found linkage between Q , N

and S_s . In the present material this result is confirmed, while the possibility is shown that \underline{Gp} also belongs to this linkage-group. WELLENSIEK and KEYSER (7) considered \underline{Gp} as independent from $[Q, N, S_s]$, but their material was small and their conclusion therefore preliminarily. The study of more extensive material is still wanted to localize the four genes of the group, especially to localize Q with regard to \underline{Gp} , N and S_s .

The finding of more than 50 % crossing-over between \underline{Gp} and S_s is of double interest. Besides the interest from a general theoretical standpoint, the occurrence of very high frequencies of crossing-over is important in understanding the linkage situation in *Pisum*. I will not enter into a detailed discussion of this point now, but wait until the relations of a number of genes to \underline{Gp} , N and S_s which are being studied, are known.

SUMMARY

1. In back-crosses the existence of more than 50 % crossing-over between \underline{Gp} and S_s in the group $[\underline{Gp}, N, S_s]$ was demonstrated.
2. Q also belongs to the above group, although its relative position is not definitely determined yet.
3. A is independent from $[\underline{Gp}, N, S_s]$ and P is independent from $[\underline{Gp}, Q, N, S_s]$ (confirmation of former results).

Wageningen, Sept. 19, 1929

LITERATURE CITED

- (1) CLAUSEN, J.: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. (Hereditas 8, 1926: 1-156).
- (2) MORGAN, THOMAS HUNT: The theory of the gene. Yale University Press, New Haven, 1926, XVI + 343 p., 156 fig.
- (3) RASMUSSEN, J.: Genetically changed linkage values in *Pisum*. (Hereditas 10, 1927: 1-152).
- (4) SINNOTT, EDMUND W. and L. C. DUNN: Principles of Genetics. Mc. Graw-Hill Book Cy, New York & London, 1925, XVIII + 431 p., 140 fig.
- (5) WELLENSIEK, S. J.: *Pisum*-Crosses III. (Genetica XI, 1928: 225-256).

- (6) WELLENSIEK, S. J.: Pisum-Crosses IV: The Genetics of wax. (Mededeelingen Landbouwhoogeschool 32 (9), 1928: 27 p.
- (7) WELLENSIEK, S. J. and J. S. KEYSER: Pisum-Crosses V: Inherited abortion and its linkage relations. (Genetica XI, 1929: 329-334).
- (8) WRIEDT, CHR. and W. CHRISTIE: Zur Genetik der gesprenkelten Haustaube. (Zsch. ind. Abst. u. Vererb. L. 38, 1925: 271-306).

APPENDIX

In the two following tables, giving the detailed total numerical results of the two back-crosses, the symbols stand for the phenotypic characters, as observed in the field, unless in the heads of the table, where they represent genotypes.

BACK-CROSS 14a: ($a \underline{Gp} n s_s \times A gp N S_s$) $\times a gp n s_s$

Phenotype	class	number
$A \underline{Gp} N S_s$	1	96
— $N s_s$	2	6
— $n S_s$	3	17
— $n s_s$	4	61
$A \underline{gp} N S_s$	5	65
— $N s_s$	6	22
— $n S_s$	7	6
— $n s_s$	8	72
$a \underline{Gp} N S_s$	9	84
— $N s_s$	10	1
— $n S_s$	11	25
— $n s_s$	12	52
$a \underline{gp} N S_s$	13	62
— $N s_s$	14	26
— $n S_s$	15	2
— $n s_s$	16	64
total		661

BACK-CROSS 27a: ($\underline{gp} \ p \ N \ S_s \ Q \times \underline{Gp} \ P \ n \ s_s \ q$) $\times \underline{gp} \ p \ n \ s_s \ q$?

Phenotype	class	total	group β	group γ
$\underline{Gp} \ P \ N \ S_s \ Q$	1	24	21	3
----- $S_s \ q$	2	0	0	0
----- $s_s \ Q$	3	5	3	2
----- $s_s \ q$	4	0	0	0
$\underline{Gp} \ P \ n \ S_s \ Q$	5	0	0	0
----- $S_s \ q$	6	5	5	0
----- $s_s \ Q$	7	7	7	0
----- $s_s \ q$	8	15	8	7
$\underline{Gp} \ p \ N \ S_s \ Q$	9	27	23	4
----- $S_s \ q$	10	0	0	0
----- $s_s \ Q$	11	0	0	0
----- $s_s \ q$	12	0	0	0
$\underline{Gp} \ p \ n \ S_s \ Q$	13	3	3	0
----- $S_s \ q$	14	2	1	1
----- $s_s \ Q$	15	4	4	0
----- $s_s \ q$	16	12	9	3
$\underline{gp} \ P \ N \ S_s \ Q$	17	19	15	4
----- $S_s \ q$	18	0	0	0
----- $s_s \ Q$	19	1	1	0
----- $s_s \ q$	20	0	0	0
$\underline{gp} \ P \ n \ S_s \ Q$	21	0	0	0
----- $S_s \ q$	22	0	0	0
----- $s_s \ Q$	23	4	3	1
----- $s_s \ q$	24	24	14	10
$\underline{gp} \ p \ N \ S_s \ Q$	25	24	20	4
----- $S_s \ q$	26	0	0	0
----- $s_s \ Q$	27	3	3	0
----- $s_s \ q$	28	0	0	0
$\underline{gp} \ p \ n \ S_s \ Q$	29	0	0	0
----- $S_s \ q$	30	0	0	0
----- $s_s \ Q$	31	16	14	2
----- $s_s \ q$	32	17	16	1
total		212	170	42

WEITERE MITTHEILUNGEN ÜBER DIE AUFSPALTUNG
EINES BASTARDS ZWISCHEN ORIGANUM MAJORANA L. ♀
UND ORIGANUM VULGARE L. ♂ IN DER
F₂ UND F₃-GENERATION

von

Dr. Ing. JOHANN APPL

LANDESÖKONOMIERAT DER MÄHR. LANDW. LANDESVERSUCHSANSTALT
IN BRÜNN

(Dissertationsarbeit)

GREGOR MENDEL hat mit seinen Bastardierungsversuchen und den aus ihnen gezogenen Schlussfolgerungen die von ihm selbst aufgeworfene Frage nach dem Mechanismus des Vererbungsvorganges in überaus klarer und unzweideutiger Weise beantwortet. Seinen ungeahnten Erfolg hatte er offenbar der Tatsache zu verdanken, dass in dem Zeitpunkte, wo seine wissenschaftlichen Versuche einsetzten, der ganze Komplex der Vererbungswissenschaft bereits jenen Grad der Reife erreicht hatte, wo der geniale Blick eines die Gesamtheit der bisherigen Erfahrungstatsachen umfassenden Forschers die verborgenen Zusammenhänge instinktiv zu ahnen begann. Dieser geniale Blick liesz MENDEL auch die geeignetsten Mittel zur Lösung des Rätsels finden. Es ist sicher kein Zufall, dass Mendel für seine Bastardierungsversuche im Gegensatz zu der grossen Zahl von Forschern, die vor ihm diese Frage angeschnitten hatten, gerade ein Objekt wählte, bei dem die antagonistischen Merkmale mit besonderer Schärfe ausgeprägt waren, wie es z.B. die runde und kantige Form der Samen, gelbe und grüne Kotyledonen der Erbse bieten, und das ausserdem eine gegenüber den Eltern in den aufeinanderfolgenden Generationen unverminderte Fruchtbarkeit aufwies. Wir können mit Sicherheit annehmen, dass die Bemühungen von MENDEL's Vorgängern wie KOELREUTER, KNIGHT, GÄRTNER, NAUDIN,

WICHURA und vor allem DARWIN, später dann STANDFUSZ, gerade an dem Umstand scheiterten, dass ihre Versuchsobjekte weniger ausgeprägte antagonistische Merkmale aufwiesen und so die Erforschung der Spaltungserscheinungen durch die unklaren Resultate behindert wurde. Die Ursache dieser merkwürdigen Tatsache wird uns erst klar, wenn wir bedenken, dass die Fragestellung aller erwähnten Vorgänger MENDEL's eine von MENDEL's Fragestellung in ihrem Wesen durchaus verschiedene war. Stand doch die ganze, damalige Zeitperiode in Banne der durch LAMARCK, GEOFFROY SAINT HILAIRE, WELLS, GOETHE und DARWIN erweckten Evolutionslehre, welche die hervorragendsten Geister mit unwiderstehlicher Gewalt fesselte. Da war es dann kein Wunder, dass die auf dem Gebiete der Naturwissenschaft tätigen Forscher emsig nach neuen Beweisen suchten, welche die sie fesselnde Lehre durch neue Tatsachen erhärten sollten. Von der seit dem Altertume bekannten Tatsache ausgehend, dass nur nahe Verwandtes sich bastardieren lässt, suchten die Forscher der damaligen Zeit durch Kreuzungsversuche den genetischen Zusammenhang der Organismenwelt oder mit anderen Worten die Evolutionslehre zu bestätigen. Es liegt auf der Hand, dass die Artkreuzung hiezu das geeignetste Mittel bot. Die Ergebnisse dieser Forschungen brachten nun zwar die Evolutionslehre um ein gutes Wegstück weiter und gewannen ihr neue Anhänger, allein über den Mechanismus des Vererbungsvorganges brachten sie keine Klarheit, wohl hauptsächlich deshalb, weil er durch die Fragestellung selbst nicht postuliert war, aber auch aus dem Grunde, weil die Artkreuzung, wie wir gleich sehen werden, nicht das geeignete Mittel war, die Frage nach dem Mechanismus des Vererbungsvorganges zu lösen.

Das grösste Hindernis für die Erforschung des Erbganges der Artbastarde ist die ihnen fast stets anhaftende Unfruchtbarkeit. Der seit dem Altertume bekannte Bastard von Eselshengst und Pferdestute, das Maultier und sein reziproker Bastard von Pferdehengst und Eselsstute, der Maulesel, sind beinahe immer unfruchtbar. Von dem Bastard zwischen Birkhahn und Auerhenne, dem Rakel oder Mittelwaldhuhn sind überhaupt keine Abkömmlinge bekannt.

Ein zweites Hindernis für die Erforschung des Erbganges von Artbastarden ist die Konstanz einiger Artbastarde, wie der Bastard von Walch (*Aegilops ovata*) und Weizen (*Triticum vulgare*), welche durch die Addition der beiden Chromosomengarnituren erklärt ist. Auf zoo-

logischem Gebiete wären als konstante Artbestarde die Hasen-Kaninchenbastarde zu nennen.

Nicht weniger hinderlich für die Erforschung des Erbganges der Artbastarde sind endlich die in der zweiten Generation auftretenden Hemmungen und Unregelmäßigkeiten, hervorgerufen durch Störungen des Chromosomenapparates, wie bei vielen *Oenothera*-bastarden, welchen sich auch der in der folgenden Arbeit zu besprechende *Origanum*-bastard zum Teil anschlieszen kann.

Es ist nach all dem gesagten klar, dasz die Artbastardierung nicht das geeignete Mittel darstellt, über den Mechanismus des Vererbungsvorganges Klarheit zu verschaffen und wir müssen es daher als einen besonders glücklichen Griff MENDEL's bezeichnen, dasz er für seine Bastardierungsversuche Rassen einer Pflanze wählte, welche nicht nur in allen folgenden Bastardgenerationen eine gegenüber den Eltern unverminderte Fruchtbarkeit aufwies, sondern auch sich durch so scharf unterscheidbare antagonistische Merkmale auszeichnete, dasz aus den in den aufeinanderfolgenden Bastardgenerationen erscheinenden Zahlenverhältnissen durch direkte Auszählung der Schlüssel für den Mechanismus des Vererbungsvorganges gefunden werden konnte.

Die seit der Wiederentdeckung der MENDEL'schen Vererbungslehre einsetzende Bastardforschung arbeitet seit fast drei Jahrzehnten eifrig an der Lösung der noch ungeklärten Fälle und ist bemüht auch diese durch Erklärung der Unregelmäßigkeiten der MENDEL'schen Vererbungslehre einzuordnen. Mit der Lösung dieser Unregelmäßigkeiten fallen auch allmählich die Schranken, die der Allgemeingültigkeit der MENDEL'schen Regeln im Wege zu stehen schienen und wir können heute schon sagen, dasz die MENDELSche Vererbungslehre uneingeschränkt für die gesamte Organismenwelt, für Tier- und Pflanzenreich in gleicher Weise gültig ist.

Der im folgenden zu besprechende *Origanum*-bastard teilt die Mängel der meisten Artbastarde (Unfruchtbarkeit, Hemmungen und Unregelmäßigkeiten) nicht oder nur in geringem Masse und eignet sich daher wie kaum ein zweiter bisher bekannt gewordener Artbastard für das Studium der Spaltungserscheinungen.

DIE ELTERNPFLANZEN UND DER BASTARD

Die ersten Untersuchungen über diesen durch spontane Kreuzung der beiden genannten Arten entstandenen und im Jahre 1923 aufge-



Abb 1. Gartenmajoran, *Origanum majorana* L.

fundenen Bastard wurden in der Zeitschrift „Preslia“, Věstník československé botanické společnosti v Praze (Bulletin de la société botanique Tchécoslovaque à Prague) Vol. VI., 1928, veröffentlicht. Die Spaltungserscheinungen wurden im Jahre 1928 weiter verfolgt und auf Grund dieser neueren Untersuchungen möge im Nachfolgenden ein kurzer Abriss über die bisher zutage geförderten Ergebnisse gegeben werden.

Eine der besten Beschreibungen der Elternpflanzen finden wir in der „Illustrierten Flora von Mitteleuropa“ von Dr. phil. GUSTAV HEGI. Diese Beschreibung möge hier wörtlich wiedergegeben werden.

Origanum Majorana L. Abb. 1 ist ein ein-, seltener zweijähriges, im Mittelmeergebiet auch mehrjähriges bis halbstrauchiges Kraut, mit graugrünen, meist rötlich überlaufenen \pm flaumig bis filzig behaarten, stark aromatischen Sprossen. Stengel \pm 2 bis 5 dm hoch aufsteigend oder aufrecht, meist sehr ästig, mit kurzen Internodien, dünn aber zähe. Laubblätter spatelig, kurz gestielt, $\pm \frac{1}{2}$ bis 2 cm lang und $\frac{1}{2}$ bis 1 cm breit, ganzrandig, abgerundet, beiderseits locker graufilzig dicklich, meist ohne vortretende Nerven. Scheinwirtel von den 3 bis 4 mm breiten, kreisrunden, graugrünen Hochblättern grösztenteils verdeckt, zu 8 bis 12 (bis 24) in kugeligen bis zu 4 — seitigen — prismatischen $\frac{1}{2}$ cm breiten, \pm traubig oder rispig gehäuften Köpfchen vereinigt. Blüten sitzend, die Hochblätter kaum überragend. Kelch zufolge fast völliger Rückbildung der beiden unteren und völliger Verwachsung der drei oberen Zähne scheinbar einblättrig, $\pm 2\frac{1}{2}$ mm lang, im übrigen wie die Hochblätter. Krone weisz bis blass lila oder rosa, ± 4 mm lang, mit wenig ungleichen, spitzen Zipfeln; die beiden oberen zu einer Oberlippe verbunden. Staubblätter in der Kronröhre eingeschlossen oder vorragend. Nüsschen $\frac{3}{4}$ bis 1 mm lang, glatt, hellbraun.

Zu dieser Beschreibung wäre auf Grund eigener Untersuchungen zu bemerken, dass die mittlere Höhe der Pflanzen einer aus Handelsamen hervorgegangenen Kultur französischen Majorans 27.8 cm betrug.

Die Achrenlänge beträgt bei den weiblichen Pflanzen im Mittel von 146 Messungen 9.5 mm, bei den zwittrigen Pflanzen 7.8 mm (33 Messungen). Die Blütenzahl einer Scheinähre betrug bei den weiblichen Pflanzen bei der Samenreife 32, bei den zwittrigen Pflanzen 28. Der Kelch ist zwar meist kreisförmig abgerundet, doch sind besonders bei



Abb. 2. Bastard von *Origanum majorana* L. ♀ und *Origanum vulgare* L. ♂

den zwittrigen Pflanzen die drei oberen Kelchzähne noch deutlich zu erkennen (Siehe Abb. 10). Die Verwachsung der Oberlippe ist gleichzeitig mit einer Verlängerung derselben verbunden, sie hat sich der Länge des Hochblattes angeglichen, wodurch die Haarleiste, die sich ursprünglich am Eingang der Kelchröhre befand, etwa in die Mitte derselben gerückt ist (Siehe Abb. 10). Die Blütenfarbe war bei einer aus 953 Pflanzen bestehenden Kultur französischen Majorans nur bei zwei Pflanzen lila, bei den übrigen weisz. Bei den violettblütigen war der Kelch weniger reduziert als bei den weizblütigen; es war sogar eine Unterlippe vorhanden. Die Nüsschen sind zwar in der Regel hellbraun, doch findet man bei einer größeren Zahl von Pflanzen auch dunkelbraune bis fast schwarze Nüsschen, insbesondere bei den zwittrigen Pflanzen.

Die Beschreibung von *Origanum vulgare* L. (Abb. 3) lautet bei HEGI folgendermassen: Kräftige Staude mit meist einjähriger Primärwurzel und Primärachse, aus deren Knospen sowohl reich bewurzelte, \pm verholzende und rhizomartige Bodenausläufer wie auch Laub- und Blüten-sprosse hervorgehen. Sprosse meist ziemlich derb, fast kahl bis $+$ zottig behaart, mit \pm zahlreichen sitzenden Oeldrüsen, herb aromatisch duftend, trübgrün, oft \pm purpurviolett bis braunrot überlaufen. Stengel meist aus aufsteigendem Grunde aufrecht, \pm 2 bis 5 dm hoch, die Internodien mit Ausnahme der untersten kürzer als die Laubblätter, an den unteren Knoten sterile Kurztriebe, an den oberen Blütenstände oder mit solchen endende Aeste tragend. Laubblätter mit \pm $\frac{1}{4}$ bis 1 cm langem Stiel und eiförmiger \pm 1 bis 4 cm langer und $\frac{3}{4}$ bis $2\frac{1}{2}$ cm breiter, ganzrandiger oder schwach undeutlich gekerbter, meist stumpfer Spreite mit meist 3 (2 bis 5) Paar bogigen, auf der helleren Unterseite wenig vortretenden Fiedernerven, nach oben rasch kleiner werdend. Hochblätter grösztenteils sitzend, \pm 3 bis 6 mm lang und 2 bis 4 mm breit, oft \pm purpurn, meist kahl. Blüten 4 bis 7 mm lang, kurz gestielt, in 1 bis 3 blütigen, sitzenden Cymen, diese zu kleinen, köpfchenförmigen, seltener bis 2 cm langen Scheinähren und diese wiederum zu mehr oder weniger ausgedehnten, pyramidalen bis trugdoldigen Rispen vereinigt. Kelch glockig, etwas kürzer als die Vorblätter, mit trichterförmiger, auszen meist kahler, im Schlunde lang bärtiger Röhre mit 13 wenig vortretenden Nerven und höchstens halb so langen, dreieckigen gleichartigen Zähnen. Krone hell karminrot bis fleischfarben, an einzelnen (auch sonst anthozyanfreien) Indi-



Abb. 3. Dosten, *Origanum vulgare* L.

viduen auch schmutzigweisz, mit glockiger, den Kelch in der Zwitterblüte deutlich, in der weiblichen Blüte kaum überragender Röhre und 5 rundlichen, wenig ungleichen Zipfeln; die beiden oberen kurz zu einer Oberlippe verbunden. Staubblätter in der Zwitterblüte aus der Krone weit vorragend mit rundlichen, durch ein breites Konnektiv getrennten, spreizenden Pollensäcken. Pollenkörner mit 6 Längsfalten. Griffel die Staubblätter überragend, mit wenig ungleichen Narbenästen. Nüsschen länglich-eiförmig ± 1 mm lang, glatt, braun.

Der Bastard (Abb. 2) ist in jeder Beziehung intermediär, d.h. es findet keine ausgesprochene Dominanz irgend eines Merkmals statt. Die Primärachse wächst zwar schon im ersten Jahre zur Infloreszenz heran, jedoch später als bei *O. majorana*. Am Grund der Primärachse ziemlich reiche Adventivsprossenbildung, die mehr oder weniger sich wie Ausläufer verhalten, jedoch sich nicht so innig dem Boden anschmiegen wie bei *O. vulgare*. Der Bastard überdauert mittelmässige Winter im Freien, in sehr strengen Wintern erfriert er jedoch. Stengel und Blätter sind mittelmässig dicht behaart, mehr dem *O. majorana* genähert. Haare stärker und länger als bei *O. majorana*. Blätter oval-elliptisch, Hochblätter spatelig, ziemlich dicht behaart, gerötet, aber weniger als bei *O. vulgare*. Scheinähren länger als bei *O. vulgare*, mit etwa doppelt so grosser Blütenzahl als dieser, d.h. in der Blütenzahl dem Majoran nahekommend. Kelch fünfzählig, geschlossen und grob behaart, aber zum Unterschied von *O. vulgare* mit verbreiteter Oberlippe (Siehe Abb. 12). Die Kelchzähne der Oberlippe sind variabel. Man findet spitze und stumpfe, durchaus bewimperte Zähne, während die Zähne der Unterlippe durchaus spitz und bewimpert sind. Dadurch erinnert der Kelch des Bastards einigermaßen an die Kelchform der nächstverwandten Gattungen *Thymus* und *Satureja*. Die Blüte ist rot, aber nur von der halben Farbenintensität der Dostenblüte. Aeste der Infloreszenz ziemlich lang, nach oben kürzer werdend, daher eine pyramidenförmige Rispe bildend. Die Fruchtbarkeit des Bastards ist eine gute.

GESCHLECHTSVERHÄLTNISSE BEI DEN ELTERNPFLANZEN UND BEIM BASTARD

Beim französischen Majoran herrscht eine wahrscheinlich durch Zuchtwahl erzielte auffallende Gleichförmigkeit bei den weiblichen Pflanzen, die bedeutend frühere sind als die zwittrigen, viel längere



Abb. 4. Aufspaltung der Form des Blütenstandes bei der F_2 -Generation
Formel NNoopp \rightarrow longispica rigida

Aehren haben, zartere Stengel aufweisen und im Aroma den zwittrigen ausserordentlich uberlegen sind. Die weiblichen Pflanzen haben nicht nur ein bedeutend stärkeres, sondern vor allem ein viel feineres Aroma als die zwittrigen. Das gibt uns einen Fingerzeig, in welcher Richtung die Züchtung beim Majoran einzusetzen hat. Das Zuchtziel, starke Bestockung, hoher Ertrag, starkes und feines Aroma, wird am besten zu erreichen sein, wenn wir durch diese Eigenschaften besonders ausgezeichnete weibliche Pflanzen vegetativ vermehren und als Pollenlieferant eine durch dieselben Eigenschaften ausgezeichnete Zwitterpflanze wählen, die ebenfalls durch Stecklinge vermehrt als Zwischenreihe zwischen die weiblichen Pflanzen gesetzt wird. Auf beschränktem Raume kann man auf diese Weise allerdings jährlich zwar viele weibliche aber nur eine zwittrige Pflanze zusammenbringen, da sonst unbedingt eine Vermengung aller zwittrigen Stämme durch die die Blüten besuchenden Insekten stattfinden würde. Die französischen Majoranbauer, die zweifellos Zuchtwahl betreiben, obzwar davon in der Literatur nichts erwähnt wird, beschränken sich voraussichtlich auf die Auswahl der weiblichen Pflanzen. Dasz sie das erstrebte Zuchtziel im hohen Grade erreicht haben, geht daraus hervor, dasz der französische Majoransamen jeder anderen Herkunft vorgezogen wird.

In Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse können wir beim Majoran dreierlei Geschlechtsindividuen unterscheiden. Etwa $\frac{1}{4}$ der Pflanzen sind reine Weibchen mit verkümmerten Staubblättern, die keinen Pollen erzeugen. Etwa $\frac{3}{4}$ sämtlicher Pflanzen sind zwittrig, d.h. besitzen sowohl normal ausgebildete Stempel als auch Staubblätter mit vollkommen entwickeltem befruchtungsfähigem Pollen und ein kleiner Prozentsatz der Pflanzen hat neben zwittrigen Blüten auch rein weibliche. Wir nennen alle derartigen Pflanzenarten polygame Pflanzen. Ueber das Verhältnis von weiblichen zu zwittrigen und gynomonozytischen Pflanzen beim Gartenmajoran gibt ein im Jahre 1928 durchgeführter Anbauversuch Aufschlusz. Die erste Auszählung wurde am 20. Juli vorgenommen, d.h. zu einem Zeitpunkt, wo noch nicht alle Pflanzen blühten. Dabei wurden 142 weibliche und bloz 5 zwittrige Pflanzen gefunden. Die am 6. August vorgenommene zweite Auszählung ergab 247 weibliche, 467 zwittrige und 15 Pflanzen mit weiblichen und zwittrigen Blüten. Die am 23. August vorgenommene dritte Auszählung ergab unter 966 Pflanzen 208 weibliche, 744 zwittrige und 14 Pflanzen mit zwittrigen und weiblichen Blüten. Daraus



Abb. 5. Aufspaltung der Form des Blütenstandes bei der F_2 -Generation
Formel Nnoopp = spicata rigida

geht hervor, dass die weiblichen Pflanzen zuerst blühen, frühreifer sind, denn bereits am 20. Juli blühte die Mehrzahl der weiblichen, dagegen erst 5 zwittrige Pflanzen. Eine Geschlechtsumstimmung in der Zeit vom 6. August bis zum 23. August fand in einer ziemlich grossen Anzahl von Fällen statt. So zeigten 42 Pflanzen, die am 6. August bloss weibliche Blüten trugen, am 23. August zwittrige Blüten, darunter 4 nebst zwittrigen auch weibliche Blüten. In vier Fällen wurden bei Pflanzen, die am 6. August zwittrige Blüten trugen, am 23. August weibliche und in drei Fällen weibliche und zwittrige Blüten beobachtet, doch ist es möglich, dass es sich in diesen 7 unwahrscheinlichen Fällen um Irrtümer bei der Bestimmung resp. um Schreibfehler handelte.

Beim Dosten, *Origanum vulgare*, herrschen bezüglich der Geschlechtsformen analoge Verhältnisse wie beim Gartenmajoran, doch wurden Auszählungen mangels eines geeigneten Materials (die Kultur war zum Teil durch Stockteilung vermehrt worden) nicht vorgenommen.

Der Bastard *Origanum majorana* × *Origanum vulgare* ist eine zwittrige Pflanze. Bei der F₂-Generation des Bastards wurden fast ausschliesslich zwittrige Pflanzen beobachtet. Von 953 Pflanzen waren 931 zwittrig und bloss 22 weiblich. Das entspricht der Beobachtung CORRENS' bei *Satureja hortensis*, bei der aus Samen zwittriger Pflanzen fast ausnahmslos wieder zwittrige Pflanzen heranwuchsen.

Darüber, wie beim Majoran die Geschlechtsform vererbt wird, besitzen wir noch keine eingehenden Untersuchungen. Die Vererbung der Geschlechtsform beim Bastard ist in dieser Hinsicht nicht massgebend, da die beiden Eltern verschiedene Valenzen der geschlechtsbestimmenden Faktoren besitzen können. Es liegen jedoch von CORRENS und RAUMKJAERS Untersuchungen über die Vererbung der Geschlechtsform bei *Satureja hortensis* vor, mit der aller Wahrscheinlichkeit nach die Verhältnisse beim verwandten Majoran übereinstimmen dürften. ¹⁾ BAUR schreibt darüber folgendes: „Bei *Satureja hortensis* fand CORRENS zwei Geschlechtsformen vor, eine mit nur weiblichen und eine mit weiblichen und zwittrigen Blüten auf einem Stocke. Aus Samen von rein weiblichen Stöcken erhielt er fast ausschliesslich Pflanzen, die ebenfalls rein weiblich waren, aus Samen von den Stöc-

1) Diese Vermutung wurde durch neuere Untersuchungen, über die eine separate Arbeit erscheinen wird, bestätigt.



Abb. 6. Aufspaltung der Form des Blütenstandes bei der F₂-Generation
Formel NnOoPp = intermedia typica

ken mit weiblichen und zwittrigen Blüten — und zwar einerlei, ob von deren weiblichen oder deren zwittrigen Blüten stammend, — neben einigen rein weiblichen vorwiegend wieder Pflanzen mit diesen beiderlei Blüten. Dabei ist beachtenswert, dass nur die Stöcke mit beiderlei Blüten durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt werden können. Die rein weiblichen Stöcke dagegen müssen immer durch Pollen von den Stöcken mit beiderlei Blüten bestäubt werden. Trotzdem sind, wie gesagt, die Nachkommen dieser weiblichen Stöcke fast ausschliesslich rein weiblich.

Die Pflanzen von *Satureja hortensis*, die weibliche und zwittrige Blüten tragen, sind durch Auszueinflüsse in ihrem Geschlecht sehr weitgehend modifizierbar, sie können durch schlechte Ernährung im weitesten Sinne des Wortes veranlaszt werden, nur weibliche Blüten zu produzieren während umgekehrt allerdings durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse die Bildung von weiblichen Blüten nicht ganz unterdrückt werden konnte, aber das nur, weil es in praxi nicht möglich war, alle Blütenknospen in besonders günstige Ernährungsverhältnisse zu bringen“.

Dasselbe beobachtete ich laut den obigen Ausführungen auch bei *Origanum majorana* und ferner auch bei *Origanum vulgare*. Eine für Kreuzungsversuche isolierte Dostenpflanze brachte anfangs nur weibliche Blüten hervor. Etwa 14 Tage später jedoch erschienen auf derselben Pflanze Zwitterblüten mit vollkommen ausgebildeten Staubblättern.

DIE F₂-GENERATION DES BASTARDS

Die Fruchtbarkeit der zweiten Generation weist ganz eigentümliche Verhältnisse auf. Es herrschen alle Uebergänge von gänzlicher Unfruchtbarkeit bis zur vollkommenen Fruchtbarkeit. Ebenso sind bei der Vitalität der zweiten Generation alle Uebergänge von luxurierendem Wachstum zur gänzlichen Lebensunfähigkeit (nicht keimende Embryonen und solche, die im jugendlichen Stadium absterben) vorhanden. Das tritt besonders deutlich hervor, wenn man neben der zweiten Bastardgeneration eine Kultur französischen Majorans anlegt, der sich durch sein freudiges gleichmässiges Wachstum auszeichnet. Aber auch scheinbar gesunde Pflanzen der F₂-Generation zeigen gegenüber Pflanzenschädlingen eine geringe Widerstandsfähigkeit. So tritt besonders der Mehltau bei der zweiten Generation sehr verheerend auf. Die Pflanzen mit Zwergwuchs gehen vielleicht



Abb. 7. Aufspaltung der Form des Blütenstandes bei der F_2 -Generation
Formel $NnOOPP \sim ovata densa$

zur Hälfte bald nach dem Auspflanzen ein (wegen Trockenheit, bzw. dem Unvermögen ihrer Wurzeln in grössere Tiefen zu dringen).

Die Zahl der in der zweiten Generation auftretenden Formen ist eine scheinbar unübersehbare. Jedenfalls ist die Zahl von etwa 20.000 Pflanzen, die ich in der zweiten Generation herangezogen habe, bei weitem nicht genügend, um den Formenreichtum der F₂-Generation zu erschöpfen. Die Herausspaltung der reinen dominanten Elternform *O. vulgare*, gelang unter etwa 20.000 Pflanzen erst ein einziges Mal, die rezessive Elternform *O. majorana* dagegen wurde überhaupt noch nicht rein abgespalten. Am häufigsten treten in der zweiten Generation — wie auch von vornherein zu erwarten war — wieder die intermediären Formen auf, die zum Teil dem Bastarde der F₁-Generation sehr ähneln.

Die Erbeigenschaften sind, soweit sie auf ein und demselben Chromosom lokalisiert sind, gekoppelt. Entsprechend ihrer gegenseitigen Entfernung ist diese Koppelung eine festere oder lockerere, sodass die durch crossing over bewirkten Austauschprozente mit zunehmender Entfernung grösser werden. Bei grosser Entfernung der Gene voneinander steigen die Austauschprozente allmählich bis zu der Grenze, welche in verschiedenen Chromosomen lokalisierte Gene aufweisen (50 %), sodass die Entscheidung ob zwei verschiedene Gene sich in demselben oder in verschiedenen Chromosomen befinden oft schwierig ist. Auf diesen Umstand hat schon MORGAN hingewiesen, der zeigen konnte, dass selbst ein Austausch von 50 % noch nicht zu genügen braucht, um die Lokalisation von zwei Genen in verschiedenen Chromosomen zu beweisen. Das ist wohl die Hauptschwierigkeit, der wir bei der Abgrenzung der Koppelungsgruppen begegnen, eine Schwierigkeit, die erst durch sehr grosse Individuenzahl der zweiten Generation und durch die Ermittlung der Koppelungsverhältnisse zu zwischenliegenden Merkmalen eliminiert werden kann. Immerhin gelang es mir bisher zwei grosse Koppelungsgruppen festzustellen.

I. KOPPELUNGSGRUPPE

A. Die Aufspaltung der Farbfaktoren und der mit ihnen gekoppelten Merkmale der Spät- beziehungsweise Frühreife

Durch Vergleichung von Pflanzen, welche den Rotfaktor besitzen mit anthozyanfreien Pflanzen wurde ermittelt, dass der Rotfaktor des Dostens braunrote Färbung des Stengels, des Blattstiels, der Rippen

und auch der Blattunterseite, Rotfärbung der Blüte und Hochblätter und Dunkelgrünfärbung des Laubes bedingt.

Analog wurde beim Gartenmajoran ermittelt, dass sein Violettfaktor Violettfärbung des Stengels, des Blattstiels und etwa eines Drittels der Mittelrippe des Blattes, ferner gelbliche Färbung der Blüten und eine gelinde Dunkelfärbung des Laubes, besonders der Blattspitzen und Ränder bedingt.

Bei der Kombination dieser Merkmale in der F_2 -Generation stossen sich die beiden Farbfaktoren, da sie in homologen Chromosomen lokalisiert sind, ab. Das geht daraus hervor, dass die Kombination *rv* (Fehlen beider Farbfaktoren) nicht in dem für unabhängig spaltende Faktoren gültigen Verhältnis 1 : 16, sondern in dem Verhältnis 1 : 36 auftritt. Von 2109 Pflanzen der F_2 -Kultur des Jahres 1927 waren nämlich bloß 57 anthozyanfreie.

Ferner geht aus der Beobachtung, dass im ersten Jahre etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtzahl der Pflanzen der F_2 -Generation blüht und die Zahl der weiszbühenden Pflanzen im ersten Jahre nicht $\frac{4}{16}$, wie es bei unabhängig spaltenden Faktoren der Fall sein sollte, sondern $\frac{7}{16}$ ist und aus der weiteren Beobachtung, dass durch Ueberwinterung der gesamten F_2 -Generation im kalten Mistbeet das Spaltungsverhältnis von $\frac{1}{4}$ weiszbühenden zu $\frac{3}{4}$ rotblühenden bei der Gesamtnachkommenschaft zweiter Generation mit hinreichender Genauigkeit ermittelt wurde, hervor, dass zwischen weisser Farbe und Fruhreife Koppelung besteht. Die Faktoren rote Blüte, Fehlen des Violettfaktors und Spät-reife einerseits, und weisse Blüte, Fruhreife und Violettfaktor andererseits sind demnach gekoppelt. Ein Austausch von etwa 33 % der gekoppelten Faktoren durch Crossing-over liefert die nachfolgenden Gameten:

RVS RVS rVS Rvs rvs rvs, deren Kombination die folgenden Zygoten liefert:

- 1) 4 *SSRRvv* rotblühend im zweiten Jahre *
- 2) 4 *ssrrVV* weiszbühend im ersten Jahre mit violetter Stengel
- 3) 1 *SSrrvv* weiszbühend im zweiten Jahre mit grünem Stengel
- 4) 4 *SSRRvv* lilafarbige Blüte im zweiten Jahre
- 5) 4 *SsRRVv* dunkelkarminrote Blüte im zweiten Jahre
- 6) 10 *SsRrVv* karminrote Blüte im zweiten Jahre (F_1)
- 7) 4 *SsrrVv* weiszbühend im zweiten Jahre mit violetter Stengel
- 8) 1 *ssRRVV* dunkelviolettblau im ersten Jahre

9) 4 ssRrVV dunkelviolett (weniger gesättigt) im ersten Jahre.

Voraussetzung für dieses Schema ist allerdings, dass einerseits S_v, andererseits sV unilokal sind.

Dieses Schema ist in allen Punkten durch die Auszählungen bestätigt. Gruppe No. 2 und 3 wurden direkt ausgezählt, ebenso Gruppe 8 und 9. Gruppe 7 ist durch das Verhältnis der weiszbühenden zu den rotblühenden im zweiten Jahre bestätigt, Gruppe 1, 4, 5, 6 sind durch die Gesamtzahl bei den überwinterten Pflanzen bestätigt. Von der Gesamtzahl entfallen auf die rotblühenden 27, auf die weiszbühenden 9, also das Mendelverhältnis 3 : 1.

Zur Illustrierung des Gesagten sei auf die Auszahlungsergebnisse verwiesen. Von der Kultur der F₂-Generation des Jahres 1926 blühten im ersten Jahre etwa $\frac{1}{4}$ sämtlicher Pflanzen, von welchen 703 Pflanzen weisse und 910 Pflanzen rote Blüten hatten (Siehe Preslia Vol. VI., 1928 S. 5), das ist genau das durch das obige Schema dargestellte Verhältnis von 4 weissen und 5 roten (No. 2, 8 und 9 des obigen Schemas).

Ad. No. 3. Von den Pflanzen mit anthozyanfreiem Stengel blühte keine einzige im ersten Jahre, sondern sämtliche erst im zweiten Jahre. Ihre Gesamtzahl beträgt $\frac{1}{36}$ der Gesamtzahl (Siehe Preslia Vol. VI. 1928, S. 6) wodurch Punkt No. 3 bewiesen ist.

Ad. No. 7. Da die weiszbühenden No. 7 mit den übrigen weiszbühenden No. 2 und 3 ein Viertel der Gesamtzahl ausmachen müssen, wie erstens durch die Ueberwinterung der gesamten F₂-Generation und zweitens durch die Ueberwinterung der F₂-Generation des Jahres 1926 auf dem Felde bewiesen wurde (Preslia S. 5), so ist durch die bereits bestätigten Gruppen 2 und 3 gleichzeitig auch Gruppe 7 bestätigt.

Ad. No. 1, 4, 5 und 6. Die Summe der unter diese Punkte fallenden rotblühenden Pflanzen ist durch die Gesamtzahl der rotblühenden Pflanzen bestätigt. Der auf die einzelnen Gruppen entfallende Prozentanteil kann jedoch nur durch direkte Auszählung ermittelt werden. Diese sehr mühevoll Auszählung, die bei der im kalten Mistbeet überwinterten Kultur des Jahres 1927 im Herbst 1928 am getrockneten Material vorgenommen wurde, bestätigte das obige Schema in allen Punkten. Die Einteilung der Pflanzen in die 6 auf die rotblühenden entfallenden Farbengruppen ist nicht leicht, da die Unterscheidung der einzelnen Farbengruppen erst nach längerer Übung mit einiger Sicherheit möglich ist. Nach dreimaliger Wiederholung des



Abb. 8. Aufspaltung der Form des Blütenstandes bei der F_2 -Generation
Forma luxurians

Versuches, der mich einen vollen Mona beschäftigte, ergab sich das folgende Zahlenverhältnis, das dem geforderten Zahlenverhältnis schon recht nahe kommt:

	Individuenzahl	postulierte Verhältniszahl
<i>RRVV</i> (tief dunkelviolet)	30	1
<i>RRVv</i> (dunkelkarminrot)	127	4
<i>RrVV</i> (dunkelviolet)	122	4
<i>RrVv</i> (karminrot)	292	10
<i>RRvv</i> (rot)	127	4
<i>Rrvv</i> (lila)	118	4
<i>rrVV</i>	224	9
<i>rrVv</i> } (weisz)		
<i>rrvv</i>		

Der Violettfaktor des Majorans, welcher die Blütenfarbe in der Weise beeinflusst, dasz diese einen gelblichen Stich bekommt, ruft in Verbindung mit dem Rötfactor des Dostens einen violetten Farbenton der Blüte hervor, sodasz diese dunkler erscheint als in den Kombinationen ohne Violettfaktor. Ausserdem bewirkt der Violettfaktor in Verbindung mit dem Rotfaktor eine dunkelviolette Färbung der Hochblätter, die in den Kombinationen, welche beide Rot- und beide Violettfaktoren enthalten, fast schwarz erscheinen. Diese Kombination ist unter No. 8 des obigen Schemas realisiert. Die Pflanzen dieser Gruppe, die $\frac{1}{38}$ der Gesamtzahl ausmachen, blühen bereits im ersten Jahre, werden aber, da Rotfaktor und Winterfestigkeit unabhängig voneinander mendelnde Faktoren sind, wenigstens zum Teil ausdauernd sein. Rote Blütenfarbe und rote Färbung der Hochblätter sind zwar sehr fest miteinander gekoppelt, jedoch nicht unilokal, wie einige Koppelungsbrüche zu beweisen scheinen. Man findet nämlich bisweilen Pflanzen mit violetten Blüten aber grünen Hochblättern.

Die Anthozyanbildung scheint übrigens ausser von den in den Chromosomen lokalisierten Farbfaktoren auch durch äusserliche Einflüsse weitgehend modifizierbar zu sein. So wurde beobachtet, dasz reichliche Ernährung, weiter Standraum, reichlicher Wasservorrat die Anthozyanbildung unterdrückt, schlechte Ernährung, dichter Stand und Wassermangel dagegen die Anthozyanbildung günstig beeinflusst. F₁-Pflanzen, die in dichter mehrjähriger Kultur auf Lössboden erwachsen waren, wiesen sehr intensive gleichmässige Rotviolett-



Abb. 9. Verschiedene Formen der Scheinähren in der F_2 -Generation des Bastards *Origanum majorana* L. ♀ × *Origanum vulgare* L. ♂

färbung der Hochblätter auf, während F_1 -Pflanzen derselben Abstammung, die aus Stecklingen der vorigen erzogen waren und auf schwerem Tonboden in groszen Abständen ausgepflanzt waren, meist beinahe grüne Hochblätter aufwiesen und nur an den Spitzen der Scheinähren intensiver gefärbte Hochblätter hatten.

B. *Koppelung zwischen Blütenfarbe und Form der Kelchzähne*

Der Dosten hat fünf fast gleich geformte Kelchzähne, die bei der blühenden Pflanze zusammenneigen, an der abgestorbenen Pflanze im Winter (Wintersteher) nach auszen umgebogen sind (Siehe Abb. 10). Diese Einrichtung ist für die Verbreitung der Samen von Wichtigkeit. Die durch den Einfluss der Witterung gelockerten Kelche mit den von ihnen eingeschlossenen Früchten fallen im Winter ab. Die umgebogenen Zähne bieten dem Winde eine geeignete Angriffsfläche und werden nach Art eines Segelschlittens vom Winde über die glatte Schneefläche gefegt oder nach Art eines Fallschirms in der Luft weitergetragen.

Der Gartenmajoran hat einen reduzierten Kelch, dessen Oberlippe infolge Verwachsung und Verlängerung der drei Kelchzähne zu einem abgerundeten blattartigen Gebilde die ursprüngliche Form nicht mehr erkennen lässt. Die Zähne der Unterlippe sind gänzlich verschwunden und auch die Kelchwand der Unterlippe weist eine geringere oder grözere bis gänzliche Reduktion auf (Siehe Abb. 10). Der auf diese Weise in seinen Umrissen dem Hochblatte angegliche jedoch etwas kleinere Kelch ist in die umgebogenen Ränder des Hochblattes geschachtelt, sodass die von ihnen eingeschlossene Blumenkronenröhre stark zusammengedrückt ist. Die Nüsschen werden daher vom Kelch meist nicht mehr umschlossen, sondern fallen nach der Reife beim Auseinanderfallen von Kelch und Hochblatt zuboden. Nur bei einem Teil der Individuen ist der untere Teil der Kelchwand noch so weit erhalten, dass er die Nüsschen noch mehr oder weniger umschlieszt; solche Nüsschen können auch durch den Wind verbreitet werden, welcher seine Angriffsfläche in dem dütenförmigen Hohlraum des Kelches findet welcher die Nüsschen umschlieszt, während die fächerförmig ausgebreitete Oberlippe als Steuer fungiert.

Die Kelchform des Bastards ist intermediär. Der Kelch ist fünfzählig mit spitzen oder häufiger stumpfen Zähnen und mit verbreiteter Oberlippe. Die Zähne der Unterlippe sind stets spitz. Die Merkmale Fünfzähligkeit, verbreiterte Oberlippe und Spitzzähligkeit sind

daher dominant, mangelnde Fünfzähigkeit, Abrundung der Kelchzähne und schmale Oberlippe recessiv. Auch hier bestätigt sich die Regel, dass die phylogenetisch älteren Merkmale dominant sind. Wenn auch *Origanum vulgare* den ursprünglicheren Typus repräsentiert, so ist doch die scheinbare Gleichförmigkeit seiner Kelchzähne offenbar nicht ursprünglich sondern erworben, da die meisten Labiaten scharf differenzierte Ober- und Unterlippen besitzen, welches Merkmal gerade bei den nächsten Verwandten des *Origanum*, den Gattungen *Thymus* und *Satureja*, welche mit *Origanum* offenbar aus demselben Stamm hervorgingen, sehr scharf ausgeprägt ist. Es ist also auch das dritte dominante Merkmal, Verbreiterung der Oberlippe, offenbar phylogenetisch älter.

Die Form der Zähne spaltet in der zweiten Generation unifaktoriell. Es wurden gezählt 224 Pflanzen mit abgerundeten Zähnen und 653 Pflanzen mit spitzen Zähnen, also 25.5 % oder fast genau $\frac{1}{4}$ mit abgerundeten Zähnen.

Die Zahnformen verteilen sich auf die verschiedenen Farbentypen in nachfolgender Weise:

Rundzählig		Spitzzählig	
Weisz	152	Weisz	93
Hellrot	51	Hellrot	236
Rot	21	Rot	324

224

653

Hier zeigt sich in unzweideutiger Weise Koppelung der Faktoren, die gemeinsam in die Kombination traten. Wenn wir mit *R* rote Farbe, mit *r* weisse Farbe, mit Σ Spitzzähigkeit und mit δ Rundzähigkeit bezeichnen, dann ist das Verhältnis der Zygoten das folgende:

$$R\Sigma : R\delta : r\Sigma : r\delta = 560 : 72 : 93 : 152$$

Dieses Verhältnis entspricht ziemlich genau einem Gametenverhältnis von 4 : 1 : 1 : 4, d.h. es besteht eine ziemlich enge Koppelung zwischen den Faktoren, die gemeinsam in Kombination traten und ein Faktorenaustausch von 20 % durch Crossing-over.

C. Koppelung zwischen Blütenfarbe und Breite des Kelches

Der Kelch des Dostens ist eine tönnchenförmige geschlossene Röhre, deren Zähne zusammenneigen. Die Lippenbildung, die bei allen

nächstverwandten Labiaten herrscht, ist also hier fast vollständig rückgebildet worden. Immerhin sind jedoch die morphologischen Unterschiede der Zähne noch so deutlich, dass man die Oberlippe von der Unterlippe unterscheiden kann.

Beim Gartenmajoran hat sich das ursprüngliche Merkmal der Verbreiterung der Oberlippe erhalten und sogar eine auffallende Weiterentwicklung erfahren, sodass ein augenfälliger Unterschied in der Breite des Kelches zwischen den beiden genannten Arten besteht.

Der Bastard ist in bezug auf die Kelchbreite intermediär, d.h. die Oberlippe ist deutlich verbreitert ohne indessen die Breite des Majoran kelches zu erreichen (Siehe Abb. 12).

In der zweiten Generation tritt eine Aufspaltung der Kelchbreite ein. Die Auszählung ergab das folgende Zahlenverhältnis, wenn wir mit *R* rote Blütenfarbe, mit *B* breite Oberlippe und mit den entsprechenden kleinen Buchstaben das Fehlen dieser Merkmale bezeichnen:

$$RB : Rb : rB : rb = 408 : 224 : 219 : 26$$

Dieses Zahlenverhältnis weist auf das Zygotenverhältnis 19 : 8 : 8 : 1 hin, welches durch das Gametenverhältnis 1 : 2 : 2 : 1 bedingt ist. Es herrscht also Anziehung zwischen den Merkmalen, die gemeinsam in die Kombination eintraten oder Abstosung zwischen den homologen Merkmalen und ein Faktorenaustausch von 33 % durch crossing over.

II. KOPPELUNGSGRUPPE

A. *Aufspaltung der Wuchsform und der mit ihr gekoppelten Eigenschaften Winterfestigkeit, Behaarung und Aroma*

Da bei der Wuchsform intermediäre Vererbung herrscht, müssen in der F₂-Generation sämtliche Genotypenklassen auch als Phänotypenklassen erscheinen. Das in meiner ersten Publikation gegebene Schema entspricht daher nicht ganz den wirklichen Verhältnissen. Ueber die wirklich herrschenden Verhältnisse gibt eine Teilauszählung von zwei der vorhandenen 28 Pflanzenreihen der Kultur des Jahres 1926 unzweideutigen Aufschluss. Das Resultat ist dieses, wenn wir mit *H* Hochwuchs, mit *B* Breitwuchs und mit den entsprechenden kleinen Buchstaben das Fehlen dieser Merkmale bezeichnen.

	gefunden	gefordert
<i>HhBb</i>	68	70
<i>HHBb</i>	18	28
<i>HhBB</i>	55	28
<i>hhBb</i>	19	28
<i>HHBB</i>	3	7
<i>HHbb</i>	23	28
<i>hhBB</i>	29	28
<i>hhbb</i>	8	7

Da *H* und *B* nicht gemeinsam in die Kombination eingetreten sind, ist von vornherein anzunehmen, dass sie sich bei der Gametenbildung abstoszen werden und daher das Verhältnis der Gameten *HB* : *Hb* : *hB* : *hb* nicht 1 : 1 : 1 : 1 sondern 1 : *n* : *n* : 1 sein wird. Die gefundenen Zahlen nun weisen auf ein Gametenverhältnis von 1 : 2 : 2 : 1 hin. Die grössten Abweichungen von den geforderten Zahlen weisen die Gruppen 2, 3 und 4 auf, die leicht miteinander verwechselt werden können, wogegen jene Gruppen, welche deutlich ausgeprägte Typen darstellen, mit den theoretisch errechneten Zahlen recht gut übereinstimmen. Wir können daher eine Koppelung der Faktoren *Hb* einerseits und *Bh* andererseits mit 33 % Austausch als höchst wahrscheinlich annehmen. Es musz künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben diese Vermutung eingehender zu bestätigen.

Ueber die Koppelungserscheinungen zwischen Wuchsform und Winterfestigkeit gibt die Auszählung bei einer überwinterten Kultur des Jahres 1927 im Jahre 1928 Aufschluss. Von 2116 Pflanzen der *F*₂-Kultur des Jahres 1927 waren im Jahre 1928 nur mehr 216, also etwa $\frac{1}{10}$ der Pflanzen vorhanden. Von diesen hatten bei der Auszählung im Herbst 1927 83 Pflanzen die Wuchsformel *HB* und 130 Pflanzen die Wuchsformel *BB* erhalten. Als entscheidend bei der Bestimmung der Wuchsformel war der Umstand angesehen worden, ob die Pflanzen im ersten Jahre sich aufrichtende Aeste bildeten oder nicht. Nun ist aber dieses Kriterium nicht ganz stichhältig, denn auch der Dosten, dem wir die Formel *BB* gegeben hatten, treibt zum Teil schon im ersten Jahre sich aufrichtende und sogar blühende Achsen. Das möge ein Kulturversuch mit zwei verschiedenen Varietäten von *Origanum vulgare*, die aus Handelssamen herangezogen wurden, illustrieren.

Bei der Kultur No. I blühten 8 von 41 Pflanzen, also 20% bereits im 1. Jahre.

Bei der Kultur No. II blühten 25 von 94 Pflanzen, also 26% bereits im 1. Jahre.

Es ist also anzunehmen, dass auch einem grossen oder sogar dem überwiegenden Teil der 83 überwinterten Pflanzen, welche die Wuchsformel *HB* erhalten hatten, eigentlich die Wuchsformel *BB* des Dostens zukommt. Man kann daher annehmen, dass fast nur die Pflanzen, denen die Wuchsformel *hhBB* zukommt, auch in strengen Wintern überdauern, dass also Winterfestigkeit und Breitwuchs sehr fest gekoppelt sind und höchstens einige Prozente Austausch aufweisen. In weniger strengen Wintern dagegen wie 1926/7 überwintern alle Pflanzen, welche in ihrer Formel *BB* aufweisen, also auch *HHBB*, *HhBB* und *hhBB*.

Bezüglich der *Wuchsform* wären noch einige Ergänzungen zu machen. In der F₂-Generation treten in einem kleinen Prozentsatz Pflanzen auf, bei denen die blütentragenden Achsen sich nicht aufrichten, sondern sich nur in einem ganz kleinen Winkel von vielleicht 10° vom Boden abheben, weder die Aeste noch auch der Blütenstand weisen eine Aufwärtsbiegung auf. Der Blütenstand dieser Pflanzen ist dorsiventral. Ich habe diese Gruppe der F₂-Generationalen "*forma prostrata*" bezeichnet. Die Beobachtung dieser Pflanzen zeigt, dass *Origanum vulgare* einen Faktor besitzt, der ein wagrechtes Abzweigen der Aeste von der primären Achse bedingt und ausserdem einen Aufrichtungsfaktor, der bewirkt, dass die blütentragenden Achsen sich bogenförmig aufwärts biegen. Diese beiden Faktoren müssen sehr fest gekoppelt sein, da ein Austausch nur in seltenen Fällen erfolgt.

Eine weitere interessante Beobachtung wurde bei einer F₂-Pflanze gemacht, welche Breitwuchs aufwies und im Laboratorium überwintert worden war. Sie bildete nach dem Auspflanzen aufs Feld auch im zweiten Jahre bloss kriechende Triebe und gelangte nicht zur Blüte. Im dritten Jahre dagegen entwickelte sie, nachdem sie im Freien überwintert war, sich aufrichtende Blüentriebe. Das würde darauf hinweisen, dass das Aufrichten der Triebe und das Blühen durch Frost ausgelöst wird. Wir hätten hier eine ähnliche Erscheinung wie bei unseren Winterformen des Getreides. Wenn wir annehmen, dass die Wuchsform des Dostens einerseits durch einen Faktor bedingt ist, der wagrechtes Abzweigen der Aeste bewirkt, andererseits durch einen Biegungsfaktor und wenn wir weiter annehmen, dass diese beiden Faktoren zwar sehr fest, aber nicht absolut gekoppelt sind, dann

müssen auch Fälle vorkommen, wo durch Austausch der Biegungsfaktor mit aufrechtem Wuchs kombiniert ist. Derartige Pflanzen müssten sich, nachdem sie im ersten Jahre aufrechte Triebe gebildet hatten, von der senkrechten Lage abbiegen. Tatsächlich wurde auch eine derartige Pflanze gefunden, deren anfangs aufrechte Triebe sich in einer gewissen Höhe vom Boden nach allen Seiten fast wagrecht nach auszen umgebogen hatten.

Zu erwähnen sind noch die Pflanzen, die, trotzdem sie aufrechte Achsen bilden, auch im zweiten, ja sogar im dritten Jahre noch nicht blühten. Es handelt sich in diesem Falle offenbar um einen Koppelungsbruch der sehr fest miteinander gekoppelten Faktoren wagrechtes Abzweigen -- Biegungsfaktor und Blütenbildung.

Das Gegenstück dazu haben wir schon kennen gelernt, nämlich Blütenbildung an wagrechten, sich nicht aufrichtenden Achsen.

Das wagrechte Abzweigen ist bei *Origanum vulgare* auf die Erneuerungssprosse beschränkt und die Bildung von Erneuerungssprossen ist wiederum auf den kurzen Wurzelstock beschränkt. Die Regeneration erfolgt bei *Origanum vulgare* immer von der Basis aus; an Blütenständen kann man durch Abschneiden keine nennenswerte Regeneration hervorrufen. Der Gartenmajoran dagegen hat die Fähigkeit der Regeneration an allen Teilen der Pflanze in weit höherem Masse beibehalten, obzwar auch hier die Regeneration oder wie man auch zu sagen pflegt, das Remontieren in der Hauptsache von der Basis aus erfolgt.

Zwischen den Merkmalen wagrechtes Abzweigen und Lokalisierung dieses Merkmals auf die Erneuerungssprosse herrscht demnach offenbar eine sehr enge Koppelung. Es kommen jedoch in seltenen Fällen Pflanzen vor, die die Eigenschaft des wagrechten Abzweigens der Aeste auch in den Blütenständen aufweisen. Die Aeste dieser Pflanzen bilden mit der Hauptachse ein Kreuz, weshalb ich derartigen Pflanzen den Namen „*forma cruciata*“ gegeben habe. Diese Form kommt jedoch auch 'zustand', wenn den Aesten der Aufrichtungsfaktor fehlt.

Formen mit auffallend luxurierendem Wuchs zeigen die Eigenschaft des Remontierens mit Vorliebe in den Blütenständen (Sie Abb. 8), was nicht nur zu einer starken Vermehrung der Blütenzweige und Scheinähren sondern auch zu einer reichlichen Entwicklung von Laubtrieben innerhalb der Blütenstände führt. Offenbar handelt es sich auch hier um einen Koppelungsbruch der gekoppelten Merkmale,

Remontieren und Lokalisation dieses Merkmals auf die Basis der Pflanze, durch crossing over.

B. Koppelung zwischen Wuchsform und Behaarung

Dasz zwischen Wuchsform und Behaarung eine unzweifelhafte Koppelung besteht, beweist schon eine oberflächliche Betrachtung der F₂-Generation. Die Pflanzen mit Hochwuchs weisen etwa einen doppelt so hohen Prozentsatz von dicht behaarten Individuen auf als die breitwüchsige Pflanzengruppe. Umgekehrt weist die Gruppe der breitwüchsigen Pflanzen einen doppelt so hohen Prozentsatz von kahlblättrigen Individuen auf als die hochwüchsige Gruppe. Es ist jedoch schwierig die Festigkeit der Koppelung bezw. die Höhe der Austauschprozente zu ermitteln, weil der Grad der Behaarung zahlenmäßig schwer zu erfassen ist.

C. Koppelung zwischen Wuchsform, Behaarung, Winterfestigkeit und Aroma

Mit der Behaarung scheint auch das Aroma gekoppelt zu sein, d.h. mit feiner und dichter Behaarung ist gewöhnlich auch ein mehr oder weniger an Majoran erinnerndes Aroma verbunden, mit Kahlheit das an Hopfen und auch etwas an Knoblauch erinnernde Aroma des Dostens. Das Aroma scheint aber mit der Winterfestigkeit bezw. dem Fehlen dieser Eigenschaft noch weit fester gekoppelt zu sein als die Behaarung. Wenigstens wurde noch keine Pflanze gefunden, die Winterfestigkeit und Majoran-aroma vereint hätte; es scheint daher auch die Aussicht eine winterfeste Form mit Majoranaroma zu finden sehr gering zu sein. Doch werden sich zweifellos einjährige aber ziemlich frostharte Formen mit neuen und wertvollen Arten des Aromas finden lassen.

Einige derartige Pflanzen, insbesondere aus der Gruppe „*forma lepida*“, welche fast alle Gene vom Majoran, die Farbstoffgene aber vom Dosten und Majoran zugleich haben und sich durch ein ganz neues äusserst angenehmes Aroma auszeichnen, werden bereits züchterisch bearbeitet.

AUFSPALTUNG DER FORM DES BLÜTENSTANDES

Die Form des Blütenstandes ist in der Hauptsache trifaktoriell bedingt, 1). durch die Länge der Aeste, 2). durch das Verhältnis von Spicasterlänge zu Astlänge und 3). durch die Anzahl der Spicastra.

Ueber die beiden ersten Faktoren gilt das in meiner ersten Verlautbarung (Siehe Preslia, Vol. VI. 1928 S. 8) gesagte. Bezüglich der Aehrenzahl wurde ermittelt, dass sie bei *Origanum vulgare* etwa doppelt so gross ist als bei *Origanum majorana*. Diese drei Merkmale spalten, wie durch die vorgenommenen Untersuchungen wahrscheinlich gemacht wurde, unabhängig voneinander, sind daher offenbar in verschiedenen Chromosomen lokalisiert. Auch bei der Kombination dieser Merkmale herrscht wie bei den meisten übrigen Merkmalen intermediäre Vererbung; wir bezeichnen demungeachtet diejenigen Merkmale, welche einen Ausschlag nach der Plusseite hervorrufen, mit den grossen Buchstaben. Die Kombination dreier unabhängig mendelnder Merkmale ergibt 27 Genotypenklassen, welche bei intermediärer Vererbung auch die zutage tretenden Phänotypenklassen sein müssen. In dem Kombinationsschema müssen die reinen Heterozygoten, welche in ihrem Äusseren der F_1 -Generation entsprechen, in der Diagonale von links unten nach rechts oben liegen. Diese reinen Heterozygoten, deren Zahl acht beträgt (also ein Achtel der Gesamtzahl), stellen einen gut ausgeprägten, leicht erkennbaren Typus dar und wurden daher als Schlüssel zur Erschliessung des Vererbungsschemas benützt. Sie wurden zweimal ausgezählt und diejenigen Individuen, welche bei beiden Auszählungen mitgezählt worden waren, wurden als typische Heterozygoten beibehalten, diejenigen aber, welche nur einmal gezählt worden waren, eliminiert. Die Zahl dieser als typisch ausgezählten Heterozygoten betrug nun 129 unter 1064 Individuen, also fast genau ein Achtel der Gesamtzahl, welche Tatsache mich darüber belehrte, dass die Form des Blütenstandes in der Hauptsache trifaktoriell bedingt sei. Von den drei die Form des Blütenstandes bedingenden Faktoren wurden zwei (Astlänge und Verhältnis von Spicasterlänge zu Astlänge) bereits in meiner ersten Publikation angeführt, als dritter Faktor ohne Schwierigkeit die Anzahl der Scheinähren erkannt; deren auffallende Verschiedenheit bei den beiden Elternformen durch Auszählung schon früher festgestellt worden war.

Wenn wir mit N die Astlänge des Dostens, mit O das Verhältnis von Spicasterlänge zu Astlänge beim Dosten und mit P die Aehrenzahl des Dostens, mit den entsprechenden kleinen Buchstaben aber die homologen Merkmale des Majorans bezeichnen, dann erhalten wir durch die unabhängige Kombination dieser Merkmale die nachfolgenden 27 Geno- und Phänotypenklassen:

1 <i>NNOOPP</i> = vulgare	2 <i>NnooPP</i> = spicata densa
1 <i>NNOOpP</i> = vulgare rigida	2 <i>nnOOPp</i> = brevispica subdensa
1 <i>NNooPP</i> = longispica densa	2 <i>nnOoPP</i> = abbrevata densa
1 <i>nnOOPP</i> = brevispica densa	2 <i>NnoopP</i> = spicata rigida
1 <i>NNooPp</i> = longispica rigida	2 <i>nnOopP</i> = abbrevata rigida
1 <i>nnOOpP</i> = brevispica rigida	2 <i>nnooPp</i> = majorana subdensa
1 <i>nnooPP</i> = majorana densa	4 <i>NNOoPp</i> = prolongata sub-
1 <i>nnooPp</i> = majorana	densa
2 <i>NNOOPp</i> = vulgare subdensa	4 <i>NnOOPp</i> = ovata subdensa
2 <i>NNOoPP</i> = prolongata densa	4 <i>NnOoPP</i> = intermedia densa
2 <i>NnOOPP</i> = ovata densa	4 <i>NnOopP</i> = intermedia rigida
2 <i>NNOopP</i> = prolongata rigida	4 <i>NnooPp</i> = spicata subdensa
2 <i>NNooPp</i> = longispica inter-	4 <i>nnOoPp</i> = abbrevata subdensa
densa	8 <i>NnOoPp</i> = F ₁ = intermedia ty-
2 <i>NnOOpP</i> = ovata rigida	pica

Auch die Form des Blütenstandes ist durch äuzere Einflüsse weitgehend modifizierbar, welcher Umstand die Einteilung der F₂-Generation in die obengenannten Typenklassen ausserordentlich erschwert. So finden sich nicht selten Blütenstände vom Charakter der „*forma typica*“ neben solchen vom Charakter der *compacta* etc. auf ein und derselben Pflanze. Insbesondere ist die Ährenlänge durch Witterungsverhältnisse sehr weitgehend modifizierbar, worauf schon WITTMACK hingewiesen hat und parallel mit der Ährenlänge nimmt auch die Zahl der Blüten zu oder ab. So schwankt schon bei der F₁-Generation je nach Witterung, Ernährung und Boden die Blütenzahl zwischen 16 und 64 in einer Scheinähre und die Ährenlänge dementsprechend zwischen 8 und 34 mm.

【 DIE F₃-GENERATION

Bereits bei der Besprechung der F₂-Generation wurde erwähnt, dasz die Fruchtbarkeit der F₂-Pflanzen alle Uebergänge von gänzlicher Unfruchtbarkeit zu ganz normaler Fruchtbarkeit aufweist. Dieses Verhalten bietet einen Fingerzeig dafür, dasz entweder schon bei den Reduktionsteilungen oder erst beim Befruchtungsvorgang in vielen Fällen Störungen einwirken, die einen regelmässigen Ablauf der Befruchtung oder in einem späteren Stadium der Embryobildung verhindern.

Von solchen Pflanzen, die Samen in grösserer Menge hervorbrachten, wurden in zahlreichen Fällen F_3 -Generationen aufgezogen. In den meisten Fällen handelte es sich um nicht isolierte Pflanzen, sodass die auftretenden Spaltungserscheinungen nicht für eine Faktorenanalyse verwendet werden konnten, da sie ja auch durch Fremdbefruchtung mit einer oder vielen der benachbarten Kombinationen zustande ge-

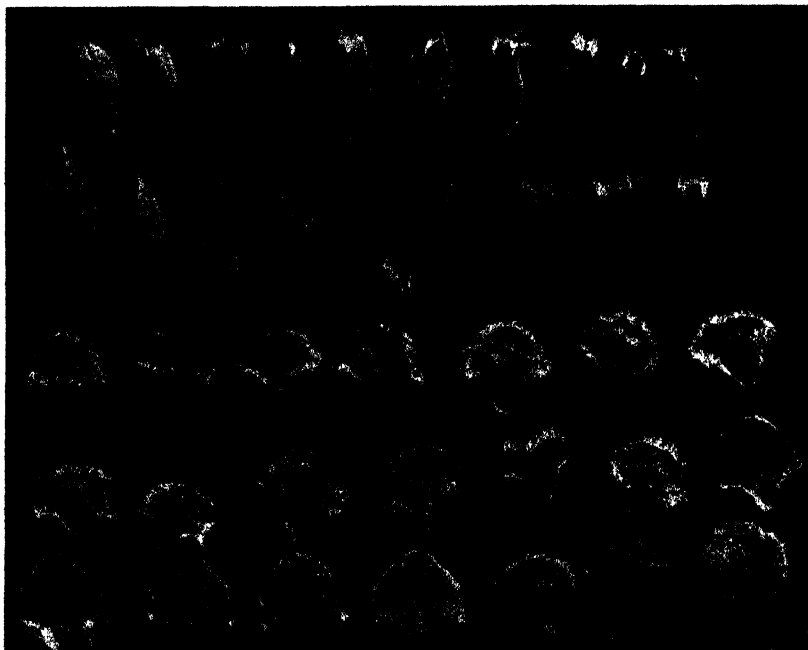


Abb. 10. Kelche und Deckblätter des Dostens, *Origanum vulgare*, obere zwei Reihen, und des Gartennjorans, *Origanum majorana*, unten

kommen sein konnten. Immerhin können auch derartige ohne Isolierung gewonnene F_3 -Generationen wenigstens behufs vorläufiger oberflächlicher Orientierung einen gewissen Wert haben, da man in den meisten Fällen bei normal ausgebildetem Pollen der betreffenden Pflanze auch in einem gemischten Bestande annehmen kann, dass die Mehrzahl der Samen aus selbstbefruchteten Eiern hervorgegangen ist, denn die, die Blüten besuchenden, Insekten (fast ausschliesslich Honigbienen) suchen meist eine sehr grosse Zahl von Blüten derselben Pflanze auf (bis 90) bevor sie auf die Nachbarpflanze übergehen.

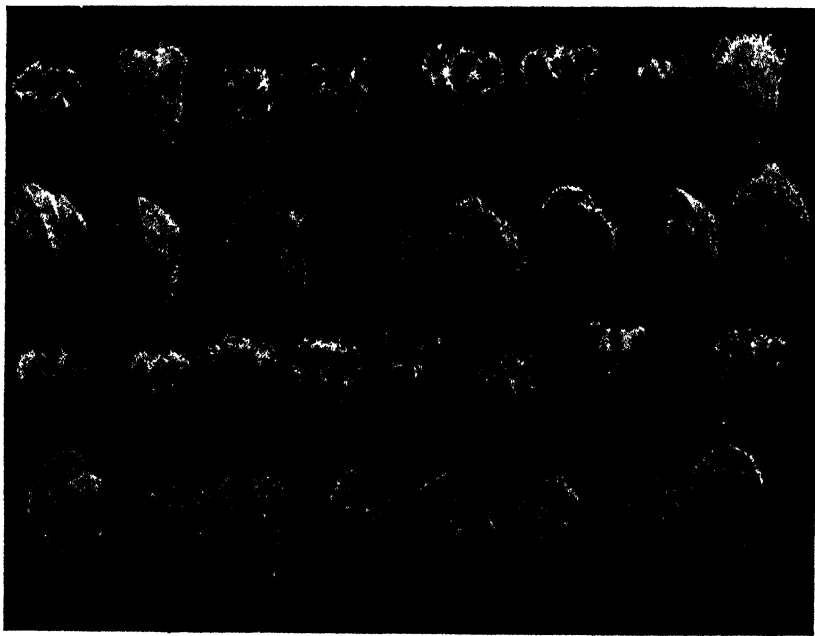


Abb. 11. Kelchformen und Deckblätter einer Gruppe von Individuen der F_2 Bastardgeneration

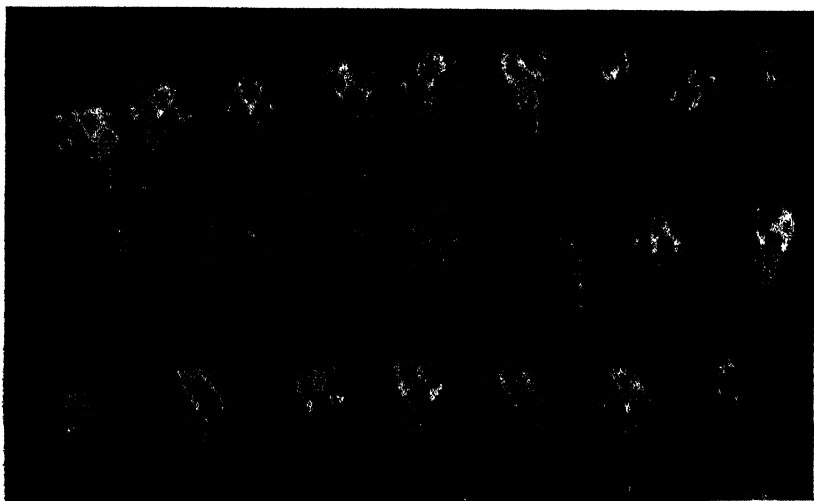


Abb. 12.] Kelche und Deckblätter des F_1 Bastards von *Origanum majorana*
Origanum vulgare

Beim Studium dieser F_3 -Generationen wurde nun die Beobachtung gemacht, dass diejenigen Formen, welche sich den Elternpflanzen wieder genähert hatten, d.h. in bezug auf die Mehrzahl der Gene Homozygoten waren, auch in der F_3 -Generation diesem Typus treu blieben und nur in bezug auf jene Gene spalteten, in bezug auf welche sie heterozygot waren. Es war in keinem einzigen Falle eine Konstanz der F_3 -Generation zu bemerken, wie sie bei anderen Artbastarden öfters beobachtet wurde. Allerdings ist man bei gemischtem Bestand auch leider nicht in der Lage eventuelle konstante Neukombinationen (Homozygoten) an dem Ausbleiben der Spaltung zu erkennen. Nur in einem einzigen Falle konnte eine fast konstante F_3 -Generation herangezogen werden. Es war dies die Nachkommenschaft jener bereits früher erwähnten Pflanze, welche fast vollständig zum Typus der Vaterpflanze zurückgekehrt war. Diese Pflanze blieb sich, obzwar sie mitten unter den Tausenden verschiedener Kombinationen der F_2 -Generation ihre Samen entwickelt hatte und also der Fremdbestäubung in weitestem Masse ausgesetzt war, in der dritten Generation fast vollkommen treu. Unter etwa 270 Pflanzen der F_3 -Generation fanden sich nur einige wenige von etwas abweichendem Typus.

Die F_3 -Generation einer Pflanze von intermediärem Typus, die vegetativ vermehrt und an einem fremden Orte, also unter vollständiger Ausschaltung der Fremdbestäubung fruktifizieren gelassen wurde, zeigte Spaltung in bezug auf mehrere Merkmale wie Blütenfarbe, Farbe des Deckblätter, Form des Kelches, Form der Deckblätter, Form des Blütenstandes, Behaarung und Aroma. Doch zeigte sowohl diese F_3 -Generation wie auch die Nachkommenschaft zahlreicher anderer F_2 -Pflanzen deutliche Degenerationserscheinungen. Die auffälligste dieser Degenerationserscheinungen war der ausserordentlich niedere Wuchs und zweitens die Gedrängtheit des Blütenstandes. Die Zusammendrängung der Blütenteile ist bei stark verkürzten Achsen oft eine so grosse, dass sich die Scheinähren gegenseitig in der Entwicklung behindern und blumenkohlartige kompakte Massen bilden. Die Blüten kommen dann oft überhaupt nicht mehr zur Entwicklung und vertrocknen vorzeitig, sodass solche Pflanzen auch keine Samen hervorbringen können.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Herbst des Jahres 1923 fand Verfasser in einer Kultur französischen Majorans eine Pflanze von abweichendem Habitus, in welchem er einen spontanen Bastard zwischen Majoran und Dosten, *Origanum majorana* L. ♀ und *Origanum vulgare* L. ♂ erkannte. Der Bastard zeigte eine sehr gute Fruchtbarkeit, sodass durch vegetative Vermehrung desselben im Jahre 1925 bereits eine so grosse Menge Samens gewonnen werden konnte, dass im Jahre 1926 daraus mehr als 20.000 Pflanzen erzogen werden konnten.

UNTERSCHIEDUNGSMERKMALE

	<i>Orig. majorana</i>	<i>Orig. major.</i> × <i>vulg</i>	<i>Orig. vulgare</i>
1. Wuchs	aufrecht	intermediär	kriechende Ausläufer
2. Blütenfarbe	weiss	rosa	rot
3. Stengelfarbe	violett	rotbraun	rotbraun
4. Blattform	elliptisch	lanzettlich	eiförmig
5. Blütenzahl	32	28	20
6. Form d. Brakt	abgerundet	spatelig	lanzettlich
7. Behaar. d. Brakt	fein u. dicht	grob	kahl
8. Kelchform	reduz. abgerundet	5 zähn. verbreit.	5 zähn. glockenf.
9. Behaar. d. Blätt.	fein u. dicht	intermediär	grob u. schütter
10. Winterfestigk.	erfriert stets	fast winterfest	absolut winterfest
11. Astlänge	kurz	intermediär	lang
12. Achrenlänge	10 mm	10 mm	8 mm
13. Form d. Blütenstandes	schmal	intermediär	breit
14. Geschlecht	polygam	zwitterig	polygam

DIE F₂-GENERATION

1) *Die Vererbung des Geschlechtes* scheint bei Majoran und Dosten ganz den bei *Satureja* herrschenden Verhältnissen zu entsprechen, bei welcher aus rein weiblichen Pflanzen wieder fast ausschliesslich nur weibliche Pflanzen erwachsen, aus Samen zwittriger Pflanzen dagegen fast ausschliesslich wieder zwittrige Pflanzen. Dem entspricht auch die Vererbung des Geschlechtes beim Bastard, bei dem die zweite Generation fast ausschliesslich aus zwittrigen Pflanzen besteht. Von

953 Pflanzen der zweiten Generation waren 931 zwittrige und bloß 22 weibliche Pflanzen, d.h. 2.36 %.

2) Die Fruchtbarkeit der F_2 -Generation zeigt alle Uebergänge von gänzlicher Unfruchtbarkeit zu normaler Fruchtbarkeit.

3) Es wurde eine geringere Widerstandsfähigkeit eines grossen Teiles der F_2 -Generation gegen schädliche äussere Einflüsse festgestellt.

4) Die Zahl der Formen der F_2 -Generation ist scheinbar unüberschaubar gross; von den Elternformen spaltete *O. vulgare* erst einmal, *O. majorana* noch nie rein aus. Es überwiegen die intermediären Formen.

DIE FAKTORENAUFSPALTUNG IN DER F_2 -GENERATION

Bisher wurden zwei Gruppen gekoppelter Merkmale gefunden:

1. Gruppe: beim Majoran: weisse Blütenfarbe — violette Stengelfarbe — Frühereife — abgerundete Kelchzähne — breiter Kelch.
beim Dosten: rote Blütenfarbe -- braunrote Stengelfarbe — Spätreife — spitze Kelchzähne -- enger Kelch.
2. Gruppe: beim Majoran: aufrechter Wuchs — Einjährigkeit — feine und dichte Behaarung — charakteristischer Majorangeruch.
beim Dosten: Breitwuchs -- Winterfestigkeit — grobe und schütterere Behaarung — charakteristischer Dostengeruch.

ERSTE KOPPLUNGSGRUPPE

A. Aufspaltung der Blüten- und Stengelfarbe

Wenn wir mit *R* rote Blütenfarbe, mit *r* weisse Blütenfarbe, mit *V* violette Stengelfarbe, mit *v* Abwesenheit des Violettfaktors, mit *S* Spätreife und mit *s* Frühereife bezeichnen, dann erhalten wir unter der Voraussetzung, dass einerseits *Sv*, andererseits *sV* unilokal sind, bei 33 % igem Austausch der gekoppelten Merkmale die Gameten: *RvS* *RvS* *RVs* *rvS* *rVs* *rVs*, aus deren Kombination diese Zygoten hervorgehen:

- 1) 4 *SSRRvv* == rotblühend im zweiten Jahre,
- 2) 4 *ssrrVV* == weiszbühend im ersten Jahre mit violettem Stengel,
- 3) 1 *SSrrvv* == weiszbühend im zweiten Jahre mit grünem Stengel,
- 4) 4 *SSRrvv* == rosablühend im zweiten Jahre,

- 5) 4 $SsRRVv$ = dunkelkarminrot blühend im zweiten Jahre,
- 6) 10 $SsRrVv$ = karminrot blühend im zweiten Jahre,
- 7) 4 $SsrrVv$ = weiszbühend im zweiten Jahre mit violetter Stengel,
- 8) 1 $ssRRVV$ = dunkelpurpurrot blühend im ersten Jahre,
- 9) 4 $ssRrVV$ = dunkelviolettblühend im ersten Jahre.

B. Aufspaltung der Kelchform

Weisse Blütenfarbe ist gebunden an abgerundete Kelchzähne, rote Blütenfarbe an spitze Kelchzähne. Wenn wir die Farbe wie vorhin und mit Σ spitzige Kelchzähne, mit δ abgerundete Kelchzähne bezeichnen, dann entspricht das gefundene Zygotenverhältnis diesem Schema: $R\Sigma : R\delta : r\Sigma : r\delta = 560 : 72 : 93 : 152$, welches beiläufig einem Gametenverhältnis von 4 : 1 : 1 : 4 entspricht, d.h. es tritt ein 20%iger Faktorenaustausch durch Crossing-over ein.

C. Aufspaltung der Kelchbreite

Wenn wir die Farbe wie früher, mit dem Buchstaben D breiten Kelch, mit b schmalen Kelch bezeichnen, dann entspricht das gefundene Zygotenverhältnis diesem Schema: $RB : Rb : rB : rb = 408 : 224 : 219 : 26$ oder beiläufig 19 : 8 : 8 : 1, was einem Gametenverhältnis von 1 : 2 : 2 : 1 entspricht, d.h. es tritt ein 33%iger Faktorenaustausch durch Crossing-over ein.

ZWEITE KOPPELUNGSGRUPPE

A. Aufspaltung der Wuchsform in der F_2 -Generation

Wenn wir mit H Hochwuchs, mit B Breitwuchs und mit den entsprechenden kleinen Buchstaben das Fehlen dieser Faktoren bezeichnen, dann ist bei 33 % Austausch der gekoppelten Faktoren das Zygotenverhältnis dieses:

10 $HhBb$	1 $HHBB$
4 $HHBb$	4 $Hhbb$
4 $HhBB$	4 $HHbb$
4 $hhBb$	4 $hhBB$
	1 $hhbb$

B. Aufspaltung der Winterfestigkeit in der F_2 -Generation

Die Koppelung zwischen Breitwuchs und Winterfestigkeit einer-

seits und Hochwuchs und Einjährigkeit andererseits, ist eine sehr feste. Den überwinterten Pflanzen kommt wahrscheinlich durchgehends die Wuchsformel des Dostens (*hhBB*) zu.

C. Aufspaltung der Form der Behaarung

Genauere Daten über die Austauschprozente der gekoppelten Faktoren: feine und dichte Behaarung und aufrechter Wuchs einerseits und grobe und schütterere Behaarung und Breitwuchs andererseits können nicht angeführt werden, weil in der Form der Behaarung unmerkliche Uebergänge vorkommen. Breitwuchs verbunden mit verhältnismäßiger Kahlheit tritt etwa doppelt so oft auf als Hochwuchs mit Kahlheit und umgekehrt tritt Hochwuchs mit dichter Behaarung etwa doppelt so oft auf als Breitwuchs verbunden mit dichter Behaarung.

D. Aufspaltung der Art des Aromas in der F_2 -Generation

Die Koppelung zwischen Wuchsform, Winterfestigkeit und Aroma scheint eine sehr feste zu sein, weil ausdauernde Pflanzen mit Majoranaroma bisher noch nicht gefunden wurden. Durch Kombination der das Aroma bedingenden Faktoren entstehen ganz neue Arten des Aromas, von denen einige sehr wertvoll zu sein scheinen.

AUFSPALTUNG DER FORM DES BLÜTENSTANDES IN DER F_2 -GENERATION

Die Form des Blütenstandes ist hauptsächlich durch drei Faktoren bedingt: 1). die Astlänge, 2). das Verhältnis von Ährenlänge zu Astlänge und 3). durch die Zahl der Ähren. Aus der unabhängigen Kombination dieser drei Faktoren resultieren bei intermediärer Vererbung 27 verschiedene Formen des Blütenstandes. Wenn wir mit *N* die Astlänge des Dostens, mit *n* die des Majorans, mit *O* das Verhältnis von Ährenlänge zu Astlänge beim Dosten, mit *o* das beim Majoran mit *P* die Ährenzahl beim Dosten und mit *p* die des Majorans bezeichnen, dann ist bei unabhängiger Kombination der Merkmale das Verhältnis der Zygoten das nachstehende:

1 <i>NNOOPP</i> = vulgare	2 <i>NnooPP</i> = spicata densa
1 <i>NNOOpP</i> = vulgare rigida	2 <i>nnOOPp</i> = brevispica subdensa
1 <i>NNooPP</i> = longispica densa	2 <i>nnOoPP</i> = abbrevata densa
1 <i>nnOOPP</i> = brevispica densa	2 <i>NnooPp</i> = spicata rigida
1 <i>NNooPp</i> = longispica rigida	2 <i>nnOopP</i> = abbrevata rigida

1 <i>nnOOpP</i>	= brevispica rigida	2 <i>nnooPp</i>	= majorana subdensa
1 <i>nnooPP</i>	= majorana densa	4 <i>NNOoPp</i>	= prolongata sub-
1 <i>nnoopP</i>	= majorana		densa
2 <i>NNOOPp</i>	= vulgare subdensa	4 <i>NnOOPp</i>	= ovata subdensa
2 <i>NNOoPP</i>	= prolongata densa	4 <i>NnOoPP</i>	= intermedia densa
2 <i>NnOOPP</i>	= ovata densa	4 <i>NnOöpp</i>	= intermedia rigida
2 <i>NNOöpp</i>	= prolongata rigida	4 <i>NnooPp</i>	= spicata subdensa
2 <i>NNooPp</i>	= longispica inter-	4 <i>nnOoPp</i>	= abbrevata subdensa
	densa	8 <i>NnOoPp</i>	= F ₂ = intermedia ty-
2 <i>NnOöpp</i>	= ovata rigida		pica

Die Form des Blütenstandes ist durch äussere Einflüsse weitgehend modifizierbar.

DIE F₃-GENERATION

Bei der Zygotenbildung der F₃-Generation häufen sich die Störungen im Chromosomenmechanismus, die wir teilweise schon bei der F₂-Generation kennen gelernt haben, in auffallendem Masse. Bei einer grossen Zahl der Pflanzen kam es überhaupt nicht zur Embryobildung, bei anderen Pflanzen wiederum zeigen die Embryonen teils völlige Lebensunfähigkeit oder nur eine sehr geringe Lebensfähigkeit. Auch bei den Nachkommen der gesündesten F₂-Pflanzen zeigt eine verhältnismässig grosse Zahl von Pflanzen auffällige Degenerationserscheinungen. Bei einigen F₃-Generationen ist die Degeneration eine allgemeine. Die auffälligsten Merkmale der Degeneration sind vor allem ein auffallend niederer Wuchs, zweitens ein dicht gedrängter Blütenstand, der oft eine blumenkohlartige Form annimmt. Abgesehen von diesen Degenerationserscheinungen spalten die Pflanzen der F₃-Generation weiter.

LITERATUR

- (1) HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. V. Bd., 4. Teil, S. 2327-2335. Lehmanns Verlag München.
- (2) BAUR, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. und 6. Auflage. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- (3) GOLDSCHMIDT, R.: Einführung in die Vererbungswissenschaft. 4. Aufl. Leipzig. Verlag Wilhelm Engelmann.
- (4) HAECKER, V.: Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Braunschweig, Vieweg und Sohn.

- (5) OEHLKERS, F.: Erblchkeitsforschung an Pflanzen. Dresden und Leipzig. Theodor Steinkopf.
- (6) MORGAN, TH.: Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von Hans Nachtsheim 1921. Gebr. Borntraeger.
- (7) MORGAN, TH.: The Mechanism of Mendelian Heredity. New-York. Henry Holt and Company.
- (8) JOHANNSEN: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3. Aufl. Verlag Jena: August Fischer.
- (9) CORRENS-GOLDSCHMIDT: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1923. Gebr. Borntraeger.
- (10) WETTSTEIN, R.: Handbuch der systematischen Botanik 2. Aufl. Verlag: Franz Deuticke, Leipzig und Wien 1911.
- (11) LOTSY, J. P.: Ueber die Hufigkeit der Bastardbildung in der Natur. Hereditas Bd. IX. 1927.
- (12) WITTMACK, L.: Kurz- und langhriger Majoran Gartenflora 1895, S. 621.
- (13) DARWIN, CH.: Die Entstehung der Arten durch natrliche Zuchtwahl. Uebers. von David Haek.
- (14) APPL, J.: Ueber einen Bastard von *Origanum majorana* und *Origanum vulgare* und dessen Aufspaltung in der F_2 -Generation. Preslia, Věstník československé botanické společnosti v Praze. Vol. VI. 1928, S. 3-13.

REGISTER

- Aegilops ovata* 520.
Aegilops × *Triticum* 394, 396.
 AKERMAN, A. 219.
Antirrhinum 401, 402.
 — *majus* 449.
 — *siculum* 402.
 APPI, J. 558.
 ARLENDSEN HEIN, S. A. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 13, 14, 16, 18, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 38, 39, 42, 48, 60, 61, 64, 76, 77, 78, 80, 81, 82, 83, 84, 86, 90, 93, 99, 101, 102, 104.
 ASCHERSON, A. GRABNER 127, 128, 203.
Asopia larinalis 9
 ASSIJEVA, T. 295, 317, 322, 327.
 ATKINSON 501.
Avolott 51.
Azalea 374.
 BARCOCK, E. B. 373.
 BACHMETJEW, P. 17, 104.
 BALTZER 392.
 BANTA, A. M., a. R. A. GORTNER 104.
 BASTMAN, A. E. 477.
 BATESON, W. 367, 368.
 BAUMANN, P. 24, 104.
 BAUR, E. 392, 395, 396, 401, 449, 557.
 BECKERSHAUS, F. 466
 BELAR, K. 396.
 BELL, J. 472, 473.
 BERLESE, A. 11, 104.
 BERTRAND, G. 50, 56, 104.
 BIEDERMANN, W. 2, 52, 104.
 BLAKESLEE, A. F. 317, 327.
 BLEIER, H. 388, 391, 396.
 BLICH-HOLST, H. 473, 476, 477.
 BLOCH, B. 50, 51, 52, 105.
 — a. W. LÖFFLER 105.
 — a. P. RYHINER 105.
 BOLK, L. 456.
Bombia 48.
 — *mont* 109.
 BORN, P. 28, 105.
 BORRLESEN, P. 476.
Botrytis parasitica 199, 210.
 BOUWDIJK BASTIAANSE, V. 347.
 BOWATER, W. 37, 105.
 BRAUN 129.
 BRECHER, L. 50.
 BREITENBECHER, J. K. 2, 105.
 BREMER, A. H. 288, 291.
 BRIDGES, C. B. 43, 77, 81, 89, 105.
 — a. T. H. MORGAN 105.
Bruchus 105.
 BRYN 470
 BUCHINGER, A. 396.
Canna 373
Carabus aurontensis 28.
 CHEFFSEMAN 334, 194, 496
Cineraria 367.
 — *cruenta* 368.
Citrus 369-374.
 — *aurantifolia* SWINGLE 370
 — *aurantium* 371.
 — *bizzaria* 371.
 — *grandis* OSBECK 370.
 — *limonia* OSBECK 370.
 — — ST. MICHAEL 370.
 — *limonum* RISSO 370
 — *maxima* (BURM.) MILL 370.
 — *medica* 370, 371.
 — *mitis* BLANCO 370.
 — *nobilis* var. *deliciosa* SWINGLE 370.
 — — — — — C. *grandis* 370.
 — — — — — var. „Unshin” SWINGLE 370, 371.
 — *sinensis* OSBECK 370, 371.
 — — var. *Shamouti* 370.
 CLAUSEN, J. 241, 249, 509, 516.
 CLAUSEN, R. E., a. M. C. MANN 117.
 COCKAYNE 494, 496, 501.
 COIT, J. P. 369, 374.
Coleoptera 28.
 COLLINS, G. N., a. I. H. KIMPTON 112, 117, 388, 396.
 COLLINS, J. L. 384.
Convallaria majalis 325.
Coprosma 335.
 — *angustata* 336.
 — *Cunninghamii* 334, 336.
 — *parva* 336
 — *propinqua* × C. *robusta* 335-346.
Coronaria illos cuculi 325.
 CORRENS, C. 367, 393, 513.
 CORRENS-GOLDSCHMIDT 558.
 CRANE, M. B., a. C. D. DARTINGTON 270.
Crepis 394
 — *capillaris* 206
Cymatophora or 52, 55, 56.
 — — F. *albuginosa* 51, 55.
 DAAL 477.
 DALTON 472
 DAMMI, A. V. 126, 128.
 DANSER, B. H. 401, 109, 433, 441, 449.
 DARTINGTON, C. D. 270.
 DARWIN, CH. 367, 520, 558.
Datura 257-266, 317, 327.
 — *laevis* D. *inermis* 258.
 — *Stramonium* × D. *inermis* 258, 260.
 — *Tatula* × D. *laevis* 258, 260.
 — — — — — D. *Stramonium* 258.
 DAVENPORT, CH. B., a. S. A. PREISER 347, 363, 364, 365, 366.
 DEGEN, A. V. 387, 388, 396.
Delicphila 50.
 DEMBOWSKI 50.
 DEWITZ, J. 51, 105.
Dianthus 324.
 — *barbatus* 301, 328.
 DÖDERLEIN, G., 470, 474, 479.
 DONCASTER 392.
 DORST 313, 327.
 DREGER, V. 387, 396.
Drosophila 43, 74, 77, 81, 89, 92, 100, 102, 103, 108, 240, 241, 290, 323, 509.

- Drosophila melanogaster* 105.
 DYER a. ROLFE 367.
- EAST, E. M. 295, 327.
 EIBL, A. 396.
 ELLER, J. J. 366.
 ELST, J. VAN 2.
 ENTEMAN, W. M. 56, 106.
Ephestia kühniella 10.
Equus 401.
 — *caballus* 402.
 ESTABROOK, A. H. 358, 366.
Euchlena 117.
Euphrasia 429.
- FARMER, J. B., a. L. DIGBY 267, 270.
 FISCHER, G. A. 363, 365, 366.
 FLEISCHER, B. 472.
 FOCKE, W. O. 387, 396.
 FOSCHUM, O. 395, 396.
Fragaria 115, 118.
 — *clatior* 116.
 — *vesca* × *F. Chiloensis* 116
 — — × *hort. var. Aromaub.*
 — *virginiana* × *clatior* 116.
 FRÉDÉRICQ, L. 51, 106.
 FREDERIKSE, A. M. 5, 106.
 FRENZEL, J. 2, 106.
 FRETZ, G. P. 366.
 FROST, H. B. 370, 374.
 FRUWIRTH, C. 111, 112, 113,
 115, 118, 295, 327, 387,
 388, 389, 390, 393, 394,
 395, 396.
 FRYS, A. 466.
 FURTH, O. v. 50, 51.
 — u. H. SCHNFIDER 106.
- GAINES, E. F., a. H. C.
 AASE 117, 118.
 GAISSER, L. C. 370, 374.
 GÄRTNER 519.
 GARTNER, C. F. v. 387, 396.
Gentiana 429.
 GERTZ, O. 325, 327.
 GESSARD, C. 50, 106.
Geum rivale 439.
 GJESSING, H. G. A. 477.
Gnaphalium Keriense 500,
 501.
 — *subrigidum* 500, 501.
 — *subkeriense* = *G. Keriense*
 × *Subrigidum* 500.
 GOETHE, W. 520.
 GOLDSCHMIDT, R. 4, 22, 29,
 37, 47, 48, 49, 55, 56, 57,
 101, 106, 322, 323, 324,
 325, 327, 557.
 GOODSPEED, T. H., a. R. E.
 CLAUSEN 888, 396.
 GORTNER, R. A. 25, 50, 51,
 52, 53, 58, 106.
 GOTHLIN, G. F. 474, 479.
- GRABNER 387.
 GRAEVENITZ, L. v. 295, 322,
 327.
 GULIK, v. 379.
 GYARFAS 387.
- HAECKER, v. 49, 51, 107,
 557.
 HAGEDOORN, A. L. 430, 431,
 432, 439, 440.
 — a. A. C. HAGEDOORN 449.
 HANSEN, H. C., a. H. OLSEN
 473.
 HASEBROEK, K. 50, 51, 52,
 55, 59, 60, 107.
 HEGI, G. 523, 525, 557.
 HEITZ, E. 113, 118, 369, 374.
 HENKE, K. 51, 52, 54, 107.
 HERIBERT-NILSSON, N. 295,
 322, 327, 401.
 HERZBERG-FRANKEL, O. 289,
 291.
 HESSBERG, R. 479.
Hieracium 430.
 HILAIRE, G. ST. 520.
 HILDEN, K. 466.
 HOFKSTRA, G. 347, 363, 364,
 365, 366.
 HOGE, M. A. 100, 107.
 HOLMGREN 472, 477.
 HONING, J. A. 226, 373.
 HOOKER 491, 496.
 HORNER 473.
 HOWE, L. 472.
 HUEBER, F. 395, 396.
 HUME, H. H. 369, 374.
Hyacinthus 122, 123, 202,
 204, 211, 212.
 — *orientalis* 211, 212.
 ICHIJIMA, K. 116, 117, 118.
- IRMISCH, TH. 182.
- JOHANSEN, W. 392, 396,
 558.
 JUST, G. 473.
- KAJANUS, B. 242, 249, 331,
 334.
 KAMLAH, H. 372, 374.
 KAPPERT, H. 233, 279, 288,
 289, 291.
 KARPECHENKO, G. D. 425,
 449.
 KEITEL 51.
 KERSCHNER, TH. 17, 19, 107.
 KEYSER, J. S. 510, 511.
 KIRK 336.
 KLEEMAN, C. H. 126.
 KLEINSCHMIDT, O. 411, 428,
 429, 436, 440, 441, 442, 445,
 446, 447, 449.
 KNIGHT 519.
 KOELREUTER 519.
- KÖHLER, E. 322, 327.
 KRÜGER, E. 14, 107.
 KUYPER VAN WASCHPEN-
 NING, J. A. B. 126.
- LAMARCK 520.
 LANDOIS, H. 78, 80.
 — u. W. THELEN 107.
 LARSEN, H. 470, 473.
 LARSEN, J. 466.
Lathyrus odoratus 368.
 LEGANY 387, 388, 396.
 Lengerken, H. v. 60, 107.
Lens esculenta 113, 387, 388.
 LENZ, F. 452.
Leptinotarsa 109.
 — *deceimlineata* 53.
 LEVIER, E. 127.
 LIDFORSS 219.
 LINDEN, M. v. 51, 107.
 LIPPMAN, TH. 325, 326, 327.
 LÖFFLER 52.
 LONGLEY, A. E. 116, 118,
 370, 371, 374.
 LOTS, J. P. 214, 368, 467,
 501, 558.
 — a. W. A. GODDIJN 467.
Lucilia Caesar 50.
 LUNDBORG, H. 465, 470.
 LUYTEN, I., a. M. VERSLUYS
 373, 374.
Lymantria dispar 325.
 — *monacha* 22, 47, 48, 106.
- MC KELVIE 317.
 MANGESDORF, A. I., a.
 E. M. EAST 116, 118.
 MEISLING, A. 470, 477.
Melandrium rubrum 439.
Meliclytus lanceolatus 505-
 508.
 — *ramiflorus* 505 508.
 — *ramilanceolatus* = *M.*
lanceolatus × *ramiflorus*
 505.
Melolontha vulgaris 51.
 MINDEL, G. J. 221, 274,
 291, 519, 520, 521.
 MUNISSIER, A. 275.
 MEYER, K. 390, 396.
 MILLARDET, A. 115, 116,
 118, 388, 396.
 MOL, M. S. DE 122.
 MOL, W. E. DE 202.
 MOLISCH, H. 369, 374.
 MORGAN, DE 392.
 MORGAN, T. H. 43, 77, 81,
 89, 92, 100, 108, 290, 368,
 509, 516, 558.
 — a. C. B. BRIDGES 108
 — a. A. H. STURTEVANT
 108.
 MÜLLER, K. 322, 328.
 MÜLLER, K. O. 295, 328.

I. A. R. I. 75.

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH
INSTITUTE LIBRARY
NEW DELHI.

Date of issue.	Date of issue.	Date of issue.
1911	1911	1911
1912	1912	1912
1913	1913	1913
1914	1914	1914
1915	1915	1915
1916	1916	1916
1917	1917	1917
1918	1918	1918
1919	1919	1919
1920	1920	1920
1921	1921	1921
1922	1922	1922
1923	1923	1923
1924	1924	1924
1925	1925	1925
1926	1926	1926
1927	1927	1927
1928	1928	1928
1929	1929	1929
1930	1930	1930
1931	1931	1931
1932	1932	1932
1933	1933	1933
1934	1934	1934
1935	1935	1935
1936	1936	1936
1937	1937	1937
1938	1938	1938
1939	1939	1939
1940	1940	1940
1941	1941	1941
1942	1942	1942
1943	1943	1943
1944	1944	1944
1945	1945	1945
1946	1946	1946
1947	1947	1947
1948	1948	1948
1949	1949	1949
1950	1950	1950
1951	1951	1951
1952	1952	1952
1953	1953	1953
1954	1954	1954
1955	1955	1955
1956	1956	1956
1957	1957	1957
1958	1958	1958
1959	1959	1959
1960	1960	1960
1961	1961	1961
1962	1962	1962
1963	1963	1963
1964	1964	1964
1965	1965	1965
1966	1966	1966
1967	1967	1967
1968	1968	1968
1969	1969	1969
1970	1970	1970
1971	1971	1971
1972	1972	1972
1973	1973	1973
1974	1974	1974
1975	1975	1975
1976	1976	1976
1977	1977	1977
1978	1978	1978
1979	1979	1979
1980	1980	1980
1981	1981	1981
1982	1982	1982
1983	1983	1983
1984	1984	1984
1985	1985	1985
1986	1986	1986
1987	1987	1987
1988	1988	1988
1989	1989	1989
1990	1990	1990
1991	1991	1991
1992	1992	1992
1993	1993	1993
1994	1994	1994
1995	1995	1995
1996	1996	1996
1997	1997	1997
1998	1998	1998
1999	1999	1999
2000	2000	2000
2001	2001	2001
2002	2002	2002
2003	2003	2003
2004	2004	2004
2005	2005	2005
2006	2006	2006
2007	2007	2007
2008	2008	2008
2009	2009	2009
2010	2010	2010
2011	2011	2011
2012	2012	2012
2013	2013	2013
2014	2014	2014
2015	2015	2015
2016	2016	2016
2017	2017	2017
2018	2018	2018
2019	2019	2019
2020	2020	2020
2021	2021	2021
2022	2022	2022
2023	2023	2023
2024	2024	2024
2025	2025	2025